

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

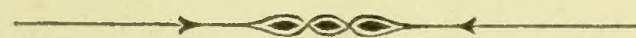
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Zweiundzwanzigster Band.

Neue Folge, Fünfzehnter Band.

Mit 23 Tafeln und 8 Abbildungen im Texte.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1888.

Inhalt.

System der Siphonophoren

auf phylogenetischer Grundlage entworfen

von

Ernst Haeckel.

Vorbemerkung.

Die Siphonophoren, welche die Challenger-Expedition auf ihrer Weltreise in den Jahren 1873—1876 gesammelt hatte, wurden mir im Jahre 1879 von dem verdienstvollen Leiter derselben, Sir Wyville Thomson, zur Bearbeitung übergeben. Das Studium dieser „*Challenger-Siphonophoren*", unter welchen sich neue, höchst merkwürdige Typen (meistens Tiefsee-Bewohner) finden, veranlaßte mich, meine früheren, ein Decennium hindurch unterbrochenen und die Organisation und Entwicklung der ganzen Klasse betreffenden Untersuchungen wieder aufzunehmen. Während eines dreimonatlichen Aufenthaltes in Puerto del Arrecife, der Hafenstadt der canarischen Insel Lanzarote (im Dezember 1866 und im Januar und Februar 1867) hatte ich Gelegenheit gehabt, mit fast allen typischen Gattungsformen dieser anziehenden Tierklasse mich genauer bekannt zu machen. Die Thatsachen, welche ich damals über die merkwürdige, bis dahin sehr wenig bekannte Keimesgeschichte derselben beobachtet hatte, wurden 1869 in einer besonderen, von der „Utrechter Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft" gekrönten Preisschrift veröffentlicht (Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren, mit 14 Tafeln, Utrecht 1869). Meine Absicht war damals, dieser ontogenetischen Abhandlung eine größere, vergleichend anatomische Arbeit folgen zu lassen, in welcher ich zugleich das System der Siphonophoren einer durchgreifenden Revision unterzog. Indessen scheiterte die Ausführung dieser Absicht an äusseren Hindernissen; der größte Teil des reichen, in Lanzarote gesammelten Beobachtungsmaterials wurde nicht publicirt.

Inzwischen fand ich auf den zahlreichen Reisen, welche ich behufs Vollendung meines „Systems der Medusen" anstellte (und über welche ich 1879 im Vorworte zu dieser Monographie Bericht

erstattet habe), reiche Gelegenheit, meine Untersuchungen über Siphonophoren fortzusetzen. Auch sammelte ich wichtiges Material in den verschiedenen Museen, welche ich zum Zwecke der Medusen-Vergleichung besuchte. Anderes Material, darunter sehr lehrreiche neue Formen, erhielt ich von mehreren Reisenden zugesandt, das wertvollste von Herrn Kapitän Heinrich Rabbe in Bremen. Endlich gab mir meine Reise nach Indien die lang ersehnte Gelegenheit, auch mit der reichen und noch so wenig bekannten Siphonophoren-Fauna des indischen Oceans bekannt zu werden; sowohl auf der Hinreise nach Ceylon (über Bombay) als auf der Rückreise (über Socotora), besonders aber auf Excursionen die ich von Belligemma und Matura aus anstellte, beobachtete ich eine Anzahl von neuen, zum Theil höchst interessanten Gattungs-Formen. Zugleich erhielt ich hier Gelegenheit, meine früheren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren bedeutend zu vervollständigen. Wertvolle systematische Aufschlüsse erhielt ich endlich durch das Studium der naturgetreuen Original-Zeichnungen und Manuscripte von Mertens, über welche Brandt 1835 kurz berichtet hatte.

Allen den Herren, welche mich bei diesen Untersuchungen unterstützten, und insbesondere den Reisenden und Museums-Direktoren, welche mir werthvolles Material überliessen, statte ich hierfür meinen besten Dank ab. Mit ihrer Hilfe wurde es mir möglich, unsere Kenntniss der Siphonophoren-Arten bedeutend zu erweitern und durch die Auffindung neuer morphologischer Typen wesentlich abzurunden. Die allgemeinen Ergebnisse dieser Untersuchung, erläutert durch die Beschreibung und Abbildung zahlreicher neuer Formen, enthält mein *„Report on the Siphonophora collected by H. M. S. Challenger during the years* 1873—1876.“ Dieser *Report*, begleitet von fünfzig (grösstentheils bereits vollendeten) Tafeln wird im Laufe des Sommers 1888 publicirt werden.

Die nachstehenden Mittheilungen über meine Untersuchungen, über welche ich der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena am 8. Juli und 25. November 1887 Bericht erstattet habe, sind dazu bestimmt, eine kurze vorläufige Übersicht der gewonnenen Resultate zu geben, erstens mit Beziehung auf die neue, dadurch erzielte Auffassung der Siphonophoren-Organisation, und zweitens in Hinsicht auf die gleichzeitig damit erreichte Reform des Systems.

Theorien über die Organisation der Siphonophoren.

Die eigenthümlichen morphologischen und physiologischen Verhältnisse, durch welche sich die Siphonophoren vor den übrigen Acalephen auszeichnen, haben bekanntlich zu sehr verschiedenen Theorien über das Wesen und die Bedeutung ihrer Organisation geführt. Zwei wesentlich verschiedene Deutungen derselben stehen sich noch heute schroff gegenüber; man kann sie kurz als die *Polyorgan-* und die *Polyperson-Theorie* bezeichnen. Die ältere ist die Polyorgan-Theorie (Eschscholtz 1829, Huxley 1859, P. E. Müller 1871, Metschnikoff 1874). Hiernach ist der ausgebildete Organismus aller Siphonophoren ein „einfaches medusenartiges Thier", welches sich von den typischen Medusen nur durch die Multiplication und Differenzirung seiner vielgestaltigen Organe unterscheidet. Genauer ausgedrückt bleibt derselbe eine individuelle Hydromedusen-Person (ein Morphon dritter Stufe oder ein „morphologisches Individuum dritter Ordnung").

Dieser älteren Auffassung steht die neuere Ansicht als die Polyperson-Theorie gegenüber (Vogt 1847, Leuckart 1851, Kölliker 1853, Gegenbaur 1854, Claus 1863, Chun 1882). Hiernach ist der ausgebildete Siphonophoren-Organismus eine Tierkolonie, zusammengesetzt aus vielen polypenartigen Einzeltieren, welche nach den Gesetzen der Arbeitsteilung sehr verschiedenartige Umbildungen, Ausbildungen und Rückbildungen erlitten haben. Genauer ausgedrückt ist derselbe ein „schwimmender Hydropolypen-Stock oder Cormus", aus mehreren individuellen und polymorphen, teils polypoiden, teils medusoiden Personen zusammengesetzt (ein Morphon vierter Stufe oder ein „morphologisches Individuum vierter Ordnung").

Seitdem im Laufe der letzten beiden Decennien auch die *Ontogenie* der Siphonophoren besser bekannt geworden ist, und seitdem dieselbe durch die Descendenz-Theorie eine causale Beziehung zu ihrer *Phylogenie* erhalten hat, ist der prinzipielle Gegensatz beider Theorien wesentlich verschärft worden. Nach der Polyorgan-Theorie ist die ontogenetische Urform der Siphonophoren eine einfache *Hydromedusen-Person*, und darauf gründet sich der phylogenetische Schluss, dass die ganze Klasse ursprünglich von Medusen abstammt. Nach der Polyperson-Theorie hingegen ist jene ontogenetische Urform als ein schwimmender *Hydro-*

polypen-Stock aufzufassen, und darauf gründet sich der philogenetische Schluß, dass die ganze Klasse von Polypen abstammt.

Nach der heutigen, auch von uns geteilten Auffassung der meisten Zoologen ist die niedere, festsitzende Hydropolypen-Form die primäre und ältere; die höhere Hydromedusen-Form hat sich aus ihr erst viel später sekundär entwickelt, und zwar durch Anpassung an freischwimmende Lebensweise. Dadurch ist das charakteristische Schwimmorgan der Medusen entstanden, die *Umbrella*, jener radial gebaute contractile Gallertschirm, welcher ihren Stammformen, den Polypen, noch völlig fehlte. Der wichtigste Bestandteil der letzteren aber, das Magenrohr (von der *Gastraea* ererbt) hat sich durch Vererbung auf die Medusen übertragen; es ist zu dem „*Manubrium*" geworden, in dessen Wand sich die Geschlechtsproducte entwickeln.

Wenden wir diese grundlegende und wohlberechtigte Auffassung auf jene beiden Theorien der Siphonophoren-Organisation an, so ergiebt sich folgender Gegensatz bezüglich der Ursprungsfrage: Nach der Polyorgan-Theorie war die Stammform der Siphonophoren eine einfache *Meduse* und besaß bereits die *Umbrella*; von diesem bereits bestehenden Schwimmorgane sind also die verschiedenen Schwimmorgane der Siphonophoren durch Vermehrung und Umbildung abzuleiten (Schwimmglocken, Luftkammer). Nach der Polyperson-Theorie hingegen war die Stammform der Siphonophoren ein *Hydropolypen-Stock* und besaß noch *keine Umbrella*; die angeführten Schwimmorgane der Siphonophoren sind demnach Neubildungen und können von keinem bestehenden Schwimmorgane der Stammform abgeleitet werden. Daraus ergiebt sich ferner ein schwerwiegender Gegensatz in der Beurteilung der medusiformen Larve der Siphonophoren, die sich aus ihrer Gastrula zunächst entwickelt. Nach der *Polyorgan-Theorie* besitzt diese Larve im wesentlichen den morphologischen Wert einer einfachen Medusenperson und hat als erbliche Wiederholung der ursprünglichen Stammform die größte palingenetische Bedeutung. Nach der *Polyperson-Theorie* hingegen kann sie diese Bedeutung nicht besitzen; sie ist nur von untergeordnetem cenogenetischen Werte und als ein eigenthümlich modificirter Hydropolyp anzusehen.

Beide entgegengesetzte Theorien sind seit vierzig Jahren von ausgezeichneten Zoologen beider Parteien mit vielem Scharfsinn verteidigt worden, jedoch ohne entscheidenden Erfolg; beide sind teilweise berechtigt; beide enthalten eine Mischung von Wahrheit

und Irrtum. Nach meiner eigenen Anschauung, die sich auf ausgedehnte vergleichende Untersuchung der ganzen Klasse und zahlreiche, dabei entdeckte, neue Thatsachen gründet, liegt die Wahrheit in der That zwischen beiden Auffassungen in der Mitte. Die Polyorgan-Theorie hat Recht, indem sie bei der ganzen Auffassung und Beurteilung der Siphonophoren von der *Hydromedusen*-Form ausgeht, indem sie die primäre medusiforme Larve *palingenetisch* beurteilt, und indem sie ferner eine weitgehende *Multiplication* und *Dislocation* der einzelnen Medusen-Organe annimmt; sie hat aber Unrecht, indem sie dem ausgebildeten Siphonophoren-Cormus nur den Wert einer Person zuspricht und die Personen, welche denselben zusammensetzen, nur für Organe (in morphologischem Sinne) hält. Die Polyperson-Theorie dagegen behält Recht, indem sie die ausgebildete Siphonophore für einen *Cormus* (Kolonie oder Stock) erklärt, der aus vielen *polymorphen Personen* zusammengesetzt ist; sie geht aber viel zu weit und hat Unrecht, indem sie auch den einzelnen (morphologischen) Organen dieser Personen den gleichen individuellen Wert zuschreibt (z. B. den einzelnen Deckstücken, Fangfäden u. s. w.); sie hat ferner Unrecht, indem sie eine weitgehende sekundäre Multiplication und Dislocation dieser Organe leugnet; und sie hat namentlich Unrecht, wenn sie die primäre medusiforme Larve für eine cenogenetische Keimform hält und in Verkennung ihres palingenetischen Wertes die Siphonophoren für „schwimmende Hydropolypen-Stöcke“ (Hydractinia ähnlich) erklärt.

Medusom-Theorie.

Die neue Theorie über die Organisation der Siphonophoren, zu welcher ich durch meine Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie derselben geführt wurde, will ich kurz als Medusom-Theorie bezeichnen; sie versucht die wahren Bestandteile der beiden vorstehend charakterisirten Theorien in sich aufzunehmen, hingegen ihre Irrtümer auszuscheiden. Die Grundgedanken derselben sind kurz folgende:

1) Die primäre Larve, welche zunächst aus der Gastrula der Siphonophoren entsteht, ist immer eine einfache Medusen-Person; sie kann bald mehr bald minder cenogenetisch modificirt sein, behält aber stets über-

wiegend palingenetische Bedeutung und erklärt sich aus der Abstammung der Siphonophoren von Hydromedusen.

2) Die primäre medusiforme Larve der Siphonophoren tritt in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf, als *Disconula* und *Siphonula*, und da dieser Unterschied mit wesentlichen Differenzen in der Organisation der daraus entstehenden Siphonophorenstöcke zusammenfällt, begründet er die Einteilung der Klasse in zwei Legionen oder Subklassen: Disconanthen und Siphonanthen.

3) Die Legion der Disconanthen, die einzige Ordnung der *Chondrophoriden* oder *Porpitarien* umfassend, entwickelt sich aus der regulären und octoradialen Medusenlarve Disconula; sie behält deren marginalen Tentakelkranz zeitlebens und erzeugt die Personen des Stockes durch Knospung aus der Subumbrella.

4) Die zweite Legion dagegen, die der Siphonanthen, umfasst alle übrigen Siphonophoren (*Calycophoriden, Physophoriden, Pneumatophoriden, Aurophoriden*); ihre primäre Larve ist eine bilaterale Meduse, welche sich durch eine ventrale Schirmspalte und den Besitz eines einzigen Tentakels auszeichnet (Siphonula); sie erzeugt die Personen des Stocks durch einseitige Knospung aus der Magenwand oder dem Manubrium.

5) Die primäre Larve der *Disconanthen* (Disconula) ist als die ontogenetische Wiederholung einer gemeinsamen uralten octoradialen Stammform (Archimeda) aufzufassen und ihr phylogenetischer Ursprung ist wahrscheinlich unter den Trachomedusen zu suchen (*Trachynemiden, Pectylliden*).

6) Die primäre Larve der *Siphonanthen* (Siphonula) ist als die ontogenetische Wiederholung einer gemeinsamen uralten bilateralen Stammform (Protomeda) aufzufassen und deren Ursprung ist wahrscheinlich unter den Anthomedusen zu suchen (*Codoniden, Euphysiden*).

7) Sämmtliche Teile, welche aus der primären Larve der Siphonophoren durch Knospung entstehen, sind entweder medusiforme Personen oder besondere Organe von solchen.

8) Alle Organe, welche ursprünglich zu einer Medusen-Person zusammengehören, fassen wir unter dem Begriffe eines Medusoma zusammen, gleichviel ob sie aus gemeinsamer Basis am Stamme hervorsprossen, oder getrennt an verschiedenen Stellen, infolge cenogenetischer Wanderung oder Dislocation; die Vermehrung einzelner gleichwertiger Teile (z. B. Nectophoren, Bracteen, Palponen), welche oft sekundär auftritt, ist bloß als Multiplication der Organe, nicht der Personen oder Medusome aufzufassen.

9) Die Medusome treten am Siphonophoren-Stock in zwei verschiedenen Hauptformen auf, die jedoch nicht scharf zu trenneu sind: bei den *palingenen Medusomen* sind die Hauptorgane mehr oder weniger im ursprünglichen Zusammenhang geblieben (z. B. bei der Gonophore der Eudoxia); bei den *cenogenen Medusomen* hingegen erscheinen die Hauptorgane mehr oder weniger dislocirt, z. B. bei der sterilen Meduse der Eudoxia, welche sich aus Deckstück (Umbrella) und Magenrohr (Siphon) nebst Tentakel zusammensetzt.

10) Die laterale Knospung der sekundären Medusome (Anhänge) am Siphonophoren-Stamme findet bald einzeln, bald gruppenweise statt; Gruppen, welche sich aus mehreren Medusomen zusammensetzen, nennen wir Cormidien.

11) Die Cormidien sind ursprünglich einfache segmentale Wiederholungen einer Medusom-Gruppe in metamerer Reihenfolge, durch freie Internodien getrennt (*Cormidia ordinata*), z. B. die Eudoxien der Calycophoriden, die Prodoxien der Physophoriden (*Apolemia* etc.).

12) Durch Auflösung solcher ursprünglichen Cormidien entstehen jene centralisirten Cormen, bei denen die Personen der ersteren zerstreut am Stamme knospen und ebenso ihre einzelne Organe sich von einander trennen (*Cormidia dissoluta*, z. B. *Agalmopsis, Polyphyes*).

13) Die Rückbildung der einzelnen *Medusome*, und ihrer dislocirten *Organe* ist für die Entwicklung der Siphonophoren-Stöcke von größter Bedeutung, um so mehr, je stärker der Cormus centralisirt ist; und je inniger die Wechselbeziehungen der durch Arbeitsteilung differenzirten Medusome sich gestaltet kaben.

Disconula-Larve der Disconanthen.

Unter den verschiedenen medusiformen Larven von Disconanthen (*Chondrophoriden* oder *Porpitarien*), welche ich beobachten konnte, sind besonders wichtig die jüngsten Larven von *Porpitiden* (von 0,1—0,4 mm Durchmesser). Dieselben besitzen einen kreisrunden, flach gewölbten Schirm, dessen Rand einen Kranz von acht einfachen Tentakeln trägt. Aus dem Mittelpunkte der Subumbrella hängt ein centrales großes Magenrohr herab, und aus dem Grunde dieses Siphon entspringen in gleichen Abständen 8 Radial-

Canäle, welche in der concaven Subumbrella zum Schirmrande verlaufen, um sich hier durch einen Ringkanal zu verbinden. Oberhalb derselben liegt in der Mitte der Gallertscheibe eine Pneumatophore, zusammengesetzt aus einer centralen linsenförmigen Luftflasche und einem Kranze von 8 radialen, dieselbe umgebenden Luftkammern. Sowohl die erstere als jede der letzteren besitzt in der Mitte ihrer oberen Fläche eine äußere Öffnung (Luftporus der Exumbrella). Nur durch den Besitz dieses hydrostatischen Apparates unterscheidet sich diese *Disconula* von einer gewöhnlichen, achtstrahligen, streng regulär gebauten Hydromeduse; unter letzteren besitzen namentlich gewisse Trachomedusen (*Trachynemiden, Pectylliden*) eine bedeutungsvolle Ähnlichkeit. Auch bei einem darauf folgenden Larven-Stadium, welches wir *Porpula* nennen wollen, erhält sich noch der reguläre Bau einer einfachen Craspedoten-Person. Die *Porpula* unterscheidet sich von der *Disconula* dadurch, daß die Zahl der marginalen Tentakel von 8 auf 16 steigt, und daß mehrere concentrische ringförmige Luftkammern um den Kranz der 8 primären Kammern angelegt werden. In einem noch späteren Stadium ist die Zahl der letzteren wie der ersteren bedeutend vermehrt, und die Tentakeln bilden am Schirmrande mehrere Reihen. Dann wachsen zwischen dem Schirmrande und dem centralen Siphon 8 oder 16 kegelförmige Knospen aus der Subumbrella hervor, die späteren Träger der Gonophoren. Sie bleiben geschlossen bei den monogastrischen *Discaliden*, während sie bei den polygastrischen *Porpitiden* und *Velelliden* eine Mundöffnung erhalten. Die jüngsten Larven der Velelliden sind von denen der Porpitiden kaum zu unterscheiden; die Differenz beider wird erst deutlich, sobald bei den ersteren die Entwicklung der verticalen Hautfalte der Exumbrella beginnt (*Rataria*); in der Basis derselben bildet sich der diagonale Kamm der Pneumatophore, welcher die *amphithecte* Grundform der Velelliden bestimmt. Aber ihre jüngsten Larven sind ebenso octoradial wie die der *regulären* Porpitiden. Frühzeitig unterscheiden sich beide dadurch, daß bei den *Porpitiden* jede der acht radialen Luftkammern ein Stigma bildet, bei den *Velelliden* nur zwei schräg gegenüberliegende. Die Ähnlichkeit dieser Larven mit Pectylliden läßt vermuten, daß die Disconanthen sich ursprünglich aus dieser Gruppe der Craspedoten entwickelt haben. Wenn die acht schlauchförmigen, von der Subumbrella der Pectylliden herabhängenden Gonaden nicht selbst Geschlechtsprodukte, sondern statt deren durch Knospung medusoide

Gonophoren bilden würden, und wenn oberhalb derselben in der Gallertsubstanz des Schirms (durch drüsenähnliche Einsenkung oder Einstülpung der Exumbrella) sich ein Luftsack abschnüren würde, so wäre aus der Pectyllide oder Trachynemide eine einfachste Discalide entstanden.

Siphonula-Larve der Siphonanthen.

Ganz verschieden von der ersten Entwicklung der Disconanthen verhält sich diejenige der zweiten Legion, der Siphonanthen (*Calycophoriden, Physophoriden, Pneumatophoriden, Aurophoriden*). So verschieden sich die Siphonophoren dieser gestaltenreichen Legion auch sonst in entwickeltem Zustande verhalten mögen, so ähnlich sind ihre ersten Larvenformen — wenigstens soweit bis jetzt die ontogenetische Beobachtung reicht. Die *Siphonula* — oder die primäre medusenförmige Larve — ist in dieser Legion von Anfang an nicht octoradial und regulär, sondern bilateral-symmetrisch. Der ursprüngliche Tentakelkranz am Schirmrande ist verschwunden; immer hat sich nur ein einziger Fangfaden erhalten, *der primäre einseitige Larven-Tentakel*, welcher durch eine ventrale Schirmspalte vom Schirmrande centripetal bis an die Basis des Magenrohrs gewandert ist. Der primäre Schirm selbst (*Protocodon*) ist durch diese einseitige Entwicklung bilateral umgebildet; er entwickelt sich bei den *Calyconecten* (oder Calycophoren) zur primären Schwimmglocke, bei den übrigen drei Ordnungen (*Physonecten*, *Cystonecten* und *Auronecten*) zur Pneumatophore. Diese „Schwimmblase" entsteht auch hier als drüsenähnliche Einstülpung des Exoderms, aber nicht *central* im Scheitel der Exumbrella (wie bei den Porpitarien), sondern *excentrisch*. Der primäre Siphon (*Protosiphon*) bleibt bei den monogastrischen Siphonanthen als einziger Magenschlauch bestehen; bei den polygastrischen entwickelt er sich zum Stamme, aus dem alle übrigen Personen des Stockes durch laterale Knospung hervorgehen. — Der ganze Bau der *Siphonanthen*, ebenso wie die Bildung ihrer *Siphonula*-Larven, deutet auf die nächste Verwandtschaft mit den Anthomedusen, und zwar mit der Familie der *Codoniden.* Bei diesen Anthomedusen allein entwickeln sich die Geschlechtsprodukte in der ganzen Magenwand (wie in dem Manubrium der Gonophoren bei sämtlichen Siphonanthen) — ohne Andeutung radialer Abteilungen. Unter den Codoniden aber ist wieder

die Subfamilie der *Euphysiden* (namentlich *Hybocodon* und *Amphicodon*) von der größten Bedeutung. Hier allein verschwinden drei von den vier primären Tentakeln des Schirmrandes; nur einer bleibt bestehen und bildet sich um so mächtiger aus. Dadurch wird die bilaterale Umbildung der Umbrella bedingt. Für diese Ableitung der Siphonanthen spricht auch die außerordentliche Neigung vieler Anthomedusen, durch Knospung aus der Magenwand direkt Medusen zu bilden (*Codonium gemmiferum, Sarsia siphonophora* etc.). Da diese Euphysiden sich aus Tubularia-Polypen des Genus *Corymorpha* entwickeln, sind letztere wahrscheinlich auch als die älteren Stammformen der *Siphonanthen* anzusehen.

Cormus und Cormidien.

Alle Siphonophoren sind in erster Linie charakterisirt durch die Ausbildung eines Stockes (*Cormus* oder Tierkolonie), eines individuellen Organismus, der sich aus mehreren polymorphen Personen (*Zooiden* oder „eigentlichen Individuen") zusammensetzt. Die Gesetze und Modificationen dieser Zusammensetzung oder Stockbildung sind bisher noch wenig untersucht worden, trotzdem sie sehr interessant und wichtig sind. Ich unterscheide zunächst einfache und vielfache Stöcke. Der einfache Stock (*Cormus simplex*) wird durch eine einzige centralisirte Personengruppe gebildet, so bei *sämtlichen Disconanthen* und bei den *monogastrischen Siphonanthen.* Der zusammengesetzte oder vielfache Stock dagegen (*Cormus compositus*) wird durch die Vereinigung mehrerer individualisirten Personengruppen (oder „am Stamme zerstreuter Individuengruppen") gebildet, der *Cormidien.* Solche Stöcke bilden die *polygastrischen Siphonanthen.* Jedes Cormidium entspricht gewöhnlich in seiner allgemeinen Zusammensetzung aus mehreren polymorphen Personen einem einfachen Stock und ist meistens monogastrisch. Doch giebt es auch polygastrische Cormidien (z. B. *Apolemia, Salacia, Physalia*). Bei allen polygastrischen Siphonanthen sind die Cormidien als laterale, ursprünglich metamerisch geordnete Äste eines segmentirten Truncus (oder gegliederten Stammes) aufzufassen. Dieser erscheint aber in ganz verschiedener Form, je nachdem die Cormidien ordinat oder dissolut sind.

Ordinate Cormidien.

Bei den meisten polygastrischen Siphonanthen (also bei der großen Mehrzahl der heute existirenden Siphonophoren-Genera) sind die Cormidien ordinat, d. h. regelmäßig in Metameren des gegliederten Stammes oder der Cormus-Axe geordnet; die Internodien, oder die regelmäßigen Zwischenräume des Stammes zwischen je zwei Cormidien, sind oft ganz frei, besonders bei sehr langgestrecktem Cormus, so z. B. bei fast allen polygastrischen *Calyconecten*, ferner bei einem Teile der *Physonecten* (Apolemiden, viele Agalmiden) und der *Cystonecten* (Salaciden, viele Rhizophysiden). Nicht selten ist bei diesen Stöcken sogar der langgestreckte Stamm durch ringförmige, in gleichen Abständen die Internodien trennende Stricturen so auffallend gegliedert, daß die ebenmäßige und durchgreifende Metamerenbildung derjenigen der Gliedertiere nichts nachgiebt. Dieser Vergleich ist um so mehr gestattet, als der apicale Stammabschnitt (dem Kopfe entsprechend) sich durch eine höhere morphologische Differenzirung seiner Personengruppen auszeichnet. Die Polyorgan-Theorie könnte solche regelmäßig gegliederten Formen als *Siphonophorae articulatae* bezeichnen und den übrigen (als *S. inarticulatae*) gegenüberstellen. Aber auch wenn der Stamm sehr verkürzt ist und die Cormidien an demselben so dicht gedrängt stehen, daß man eigentlich kaum Internodien unterscheiden kann, folgen sich doch oft die Cormidien in einer gedrängten Spiralreihe in größter Regelmäßigkeit, so bei den *Discolabidae* und *Rhodalidae*. Bei anderen, bisweilen selbst bei nahe verwandten Formen lockert sich die regelmäßige Ordnung und geht allmählich in die Bildung der *Cormidia dissoluta* über.

Dissolute Cormidien.

Während bei der Mehrzahl der polygastrischen Siphonanthen die Cormen deutlich articulirt und die Cormidien an denselben in regelmäßiger Folge ordinirt sind, verliert sich diese ursprüngliche Ordnung bei einem Teile dieser Gruppe mehr oder weniger, und bei einigen vollständig. Die Auflösung beginnt gewöhnlich damit, daß die zu einem Cormidium gehörigen Siphonen und Gonophoren sich trennen; die letzteren sprossen direkt aus dem

Stamm hervor, oft regelmäßig mit den ersteren alternirend, so bei *Polyphyes* unter den Calyconecten, bei *Cannophysa*, *Nectophysa*, *Rhizophysa* unter den Cystonecten, bei vielen Agalmiden unter den Physonecten. Infolge weiterer Auflösung der Stammordnung treten auch die Palponen, ferner die Bracteen aus den Cormidien aus und sprossen direkt aus dem Stamm hervor (so bei mehreren Agalmiden und Forskaliden). Endlich löst sich jegliche Ordnung auf, und der ganze Stamm erscheint mit Hunderten oder Tausenden von verschiedenen Anhängen (Siphonen, Palponen, Gonophoren, Bracteen etc.) in regelloser Gruppirung besetzt, so daß es unmöglich ist, die verschiedenen zusammengehörigen Bestandteile der dissoluten Cormidien herauszufinden (*Physalia*, *Agalmopsis* und andere Agalmiden). Diese Erscheinung ist deshalb von größtem Interesse, weil innerhalb einer und derselben Familie (z. B. Agalmiden, Rhizophysiden) nächstverwandte Genera existiren, von denen das erste völlig ordinate Cormidien besitzt, das zweite völlig dissolute Cormidien, und ein drittes eine vollkommene Zwischenform zwischen beiden darstellt. In dieser Thatsache liegen directe morphologische Beweise für die Multiplication und Dislocation der Teile des Siphonophoren-Stockes.

Dislocation und Multiplication der Organe.

Wenn unsere Medusom-Theorie richtig ist, so sind als wirkliche *Personen* (oder „eigentliche Individuen“) des Siphonophoren-Stockes nur jene Teile aufzufassen, welche ursprünglich den morphologischen Wert einer Medusen-Person besaßen, nicht aber jene Teile, welche ursprünglich nur Organe einer solchen Person gewesen sind. Demgemäß muß in vielen Fällen eine weitgehende Dislocation und Multiplication von Teilen angenommen werden, welche ursprünglich Organe eines Medusoms bildeten. Diese Annahme wird direkt dadurch gestützt, daß thatsächlich der Ersatz primärer Organe durch aequivalente sekundäre in größter Ausdehnung stattfindet. Als solche Vicarien (*Reserveteile* oder *„Ersatzorgane“*) deute ich z. B. die zahlreichen Schwimmglocken und Deckstücke vieler Physonecten, die aufeinander folgenden heteromorphen Schwimmglocken der Calyconecten, die gehäuften Palponen vieler Physonecten. Hingegen ist z. B. bei den traubenförmigen Gruppen der Geschlechtstiere jede einzelne „Gonophore“

als eine medusoide Person aufzufassen, welche nur die Mundöffnung und die Tentakel verloren hat. Die Morphologie und Sociologie der Siphonophoren wird diese wichtigen tectologischen Unterschiede viel mehr als bisher berücksichtigen und die Individualität schärfer bestimmen müssen.

Monogastrische und polygastrische Cormidien.

Die ordinaten Cormidien enthalten gewöhnlich nur einen einzigen Siphon, selten zwei oder mehrere. Die wichtigsten Formen der *monogastrischen Cormidien* (mit einem einzigen Siphon) sind folgende:

1. Die *Eudoxome der Calyconecten* (oft als „*Eudoxia*“ frei werdend); jedes Cormidium besteht aus zwei Personen, einer sterilen (Siphon nebst Tentakel und Deckstück) und einer fertilen, der Gonophore (dazu oft mehrere accessorische Gonophoren).

2. Die *Ersaeome der Calyconecten* (oft als „*Ersaea*“ frei werdend); jedes Cormidium besteht aus drei Personen, indem zu den beiden Personen des Eudoxoma noch eine medusoide „Special-Schwimmglocke“ hinzutritt.

3. Die *Rhodalome* von einigen Rhodaliden, von *Hippopodius, Vogtia, Aurophysa*, *Cannophysa, Arethusa* etc.; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel und einer oder mehreren Gonophoren.

4. Die *Athorome* von *Physophora* und von Anthophysiden; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel, einem oder mehreren Palponen und einer oder mehreren Gonophoren.

5. Die *Crystallome* von *Crystallodes* und anderen ordinaten Physonecten; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel, einem oder mehreren Palponen, einer oder mehreren Gonophoren und einer Gruppe von Bracteen.

Viel seltener und viel weniger mannigfaltig sind ordinate *polygastrische Cormidien,* bei denen jede Personengruppe mehrere Siphonen (jeden mit einem Tentakel) enthält; sie finden sich bei *Apolemia* unter den Physonecten und bei *Salacia* unter den Cystonecten. Die Linie des Stammes, in welcher ursprünglich die Cormidien gleichmäßig geordnet nacheinander hervorsprossen, ist die ventrale Medianlinie des Protosiphon; meistsue wird sie in einer weiteren oder engeren Spirale aufgerollt, selten bleibt sie gerade (*Crystallodes, Stephanomia*).

Stamm oder Truncus.

(*Coenosoma, Coenosark, Axenkörper.*)

Der Stamm der Siphonophoren, oder der centrale Axenkörper, an welchem alle verschiedenen Personen und Organe des Cormus befestigt sind, wird allgemein dem Stamme eines Hydropolypen-Stockes verglichen. Dieser Vergleich ist nach unserer Ansicht im strengeren Sinne nicht zulässig; denn bei den letzteren ist der primäre Larvenkörper, aus welchem sich der Cormus entwickelt, eine Polypenperson, bei den ersteren hingegen eine Medusenperson. Richtig dagegen ist jener Vergleich, insofern in beiden Fällen der Truncus verästelt ist. Seltsamerweise wird der Stamm der Siphonophoren allgemein als *„unverästelt“* beschrieben. In der That ist derselbe stets verästelt; denn alle Anhänge desselben — gleichviel ob man sie als *Personen* oder als *Organe* auffaßt — entstehen als laterale Äste des Axenkörpers. Nur die Gabelteilung oder *dichotome Verästelung* kommt hier nicht vor. Auch die sonstige Beschreibung, welche allgemein vom Stamme oder Axenkörper der Siphonophoren gegeben wird, hat eigentlich nur für die eine Legion der Klasse, die Siphonanthen, Gültigkeit. Denn nur hier wird der Stamm (gleichviel ob er lang oder kurz ist) vom *primären Siphon* gebildet und alle Anhänge (oder Äste) des Stammes sprossen in einer Reihe aus seiner ventralen Mittellinie hervor. Wenn dieselben auch später oft radial geordnet erscheinen, so beruht das nur auf einer sekundären Spiraldrehung des Stammes und Verschiebung seiner Anhänge. Ganz anders verhält sich die zweite Legion, die Disconanthen. Hier wird der eigentliche Stamm, d. h. der gemeinsame Centralteil des Cormus, von der *primären Umbrella* gebildet, und alle Anhänge (oder Äste) sprossen aus deren unterer Fläche, der Subumbrella, hervor, nicht in einer Reihe, sondern in concentrischen Kreisen, ursprünglich octoradial geordnet. Dagegen behält der primäre Siphon in dieser Legion nur den Wert eines centralen Ernährungs-Organes.

Nectosoma und Siphosoma.

Bei allen Siphonophoren ohne Ausnahme, ebensowohl den *monogastrischen* als den *polygastrischen,* kann man den entwickelten Cormus (sowohl von anatomischem als von physiologischem Gesichtspunkte) in zwei Hauptteile zerlegen, in Nectosom und Siphosom.

Das *Nectosoma* oder der Schwimmkörper bildet bei der ruhig an der Meeresoberfläche schwimmenden Siphonophore den oberen, vorderen oder proximalen Teil des Stockes, das *Siphosoma* oder der Nährkörper den unteren, hinteren oder distalen Teil. Physiologisch betrachtet, ist der erstere das Organ der *Locomotion* (und oft zugleich Respiration), der letztere hingegen das Organ der *Ernährung* und *Fortpflanzung*. Vergleicht man den Siphonophorenstock mit der einfachen Medusenperson, so entspricht im ganzen das *Nectosoma* des ersteren der *Umbrella* der letzteren, und das *Siphosoma* des Cormus dem *Manubrium* der Meduse. Bei den polygastrischen Siphonanthen schlagen beide Teile, unabhängig voneinander, ihren selbständigen Entwickelungsgang ein, mit getrennten Vegetationspunkten. Bei denjenigen Siphonanthen, deren Stamm spiral gewunden ist, erscheint die Spiraldrehung meistens in beiden Teilen entgegengesetzt; gewöhnlich zeigt das Nectosom eine Lambda-Spirale, hingegen das Siphosom eine Delta-Spirale.

Nectosoma der fünf Ordnungen.

Der Schwimmkörper wird in der Klasse der Siphonophoren durch zwei wesentlich verschiedene Organe gebildet, durch Schwimmglocke (*Nectophore*) und Schwimmblase (*Pneumatophore*). Die Nectophore ist die Umbrella einer Hydromeduse, an welcher sowohl die Ringmuskelschicht des Velum und der Subumbrella, als auch das primäre Canalsystem (vier Radialcanäle, verbunden durch einen marginalen Ringcanal) vollkommen erhalten ist. Die Pneumatophore hingegen ist eine eingestülpte und bedeutend umgebildete Umbrella, in deren Scheitel (durch apicale oder laterale Einsenkung einer Gasdrüse) eine chitinöse, gasgefüllte „Luftflasche" entstanden ist. Die Definition der fünf Siphonophoren-Ordnungen wird in erster Reihe durch die verschiedene Bildung des Schwimmkörpers gegeben:

I. Die Calyconecten oder *Calycophoriden* besitzen bloß Schwimmglocken, aber keine Pneumatophore;

II. Die Cystonecten oder *Pneumatophoriden* tragen bloß eine einfache große Pneumatophore, aber keine Schwimmglocke;

III. Die Disconecten oder *Chondrophoriden* besitzen eine octoradiale, meist aus concentrischen Kammerringen zusammengesetzte Pneumatophore, dagegen keine Schwimmglocken;

IV. Die Physonecten oder *Physophoriden* tragen an der

Spitze des Stammes eine einfache Pneumatophore und darunter eine zweizeilige oder mehrzeilige Reihe von Schwimmglocken;

V. Die Auronecten oder *Aurophoriden* (eine neue, bisher völlig unbekannte Gruppe von höchst merkwürdigen Tiefsee-Bewohnern) besitzen an der Spitze des Stammes eine colossale Pneumatophore, darunter einen (einfachen oder mehrfachen) horizontalen Kranz von Schwimmglocken, und in dessen Mitte (in der dorsalen Mittellinie des Nectosom, gegenüber der ventralen Knospenreihe) eine große Aurophore, ein neues, bisher unbekanntes Organ, welches als eine modificirte, zu einer mächtigen Gasdrüse umgebildete Schwimmglocke anzusehen ist.

Nectophoren oder Schwimmglocken.

(*Nectocalyces, Nectozooide, Schwimmstücke, Schwimmhöhlenstücke.*)

Die Schwimmglocken zeigen die Struktur der *Umbrella* einer einfachen Hydromedusen-Person allgemein so klar, daß über ihre morphologische Bedeutung als lokomotives Organ einer solchen Person — im Sinne der Polyorgan-Theorie — kein Zweifel bestehen kann. Überall ist die Schwimmhöhle des Gallertschirms von der Ringsmuskelschicht der Subumbrella ausgekleidet, und ihr Distalrand springt in Form eines echten Velum vor; an der Basis dieses Velum verläuft der Ringskanal, welcher die vier Radialkanäle verbindet. Die Polyperson-Theorie deutet nun diese Thatsache so, daß sie jede Schwimmglocke als eine Medusen-*Person* oder ein „locomotives Zooid" auffaßt, welches bloß die locomotive Umbrella ausgebildet, hingegen das nutritive Manubrium durch Rückbildung verloren hat. Hiergegen ist von der Medusom-Theorie einzuwenden, daß diese phylogenetische Deutung sich nicht durch die bekannten ontogenetischen Thatsachen begründen läßt. Die Protocodon, oder die *„primäre Schwimmglocke" der Siphonula,* ist nur ein *Organ* dieser Medusen-Person. Sie bleibt als solches bei den meisten (oder allen) Calyconecten nicht bestehen, sondern wird abgeworfen und durch Metacodonen oder *heteromorphe „secundäre Schwimmglocken"* ersetzt. Bei den monogastrischen Calyconecten verwandelt sich die Protocodon in das Deckstück der *Eudoxia.* Hingegen verwandelt sich dieselbe bei den Physonecten, Cystonecten und Auronecten in die Pneumatophore. Die zahlreichen Metacodonen, welche bei den Physonecten und Auronecten, sowie bei den Polyphyiden, die zweizeilige, vielzeilige oder kranzförmige Schwimm-

säule zusammensetzen, sind entweder dislocirte Umbrellen von Medusomen, welche in den einzelnen Cormidien sich metamer wiederholen, oder sie sind bloße *Vicarien,* „Ersatzglocken“, welche durch Multiplication solcher Umbrellen entstehen und oft in großer Zahl sich wiederholen.

Pneumatophore oder Schwimmblase (Luftkammer).

Das hydrostatische Organ der Siphonophoren, welches als *Pneumatophore* bezeichnet wird, fehlt nur einer Ordnung, den *Calyconecten.* Bei den übrigen Siphonophoren ist es allgemein vorhanden, und zwar in zwei verschiedenen Formen: die *Physonecten, Cystonecten* und *Auronecten* besitzen eine einfache Schwimmblase am oberen oder apicalen Pole des Stammes; die *Disconecten* hingegen einen complicirten Apparat, zusammengesetzt aus concentrischen Kammern und Ringen, welche den größten Teil der Umbrella einnehmen. In allen Fällen entsteht die Pneumatophore bei der primären Medusenlarve sehr frühzeitig, und zwar durch eine drüsenähnliche Einstülpung des Exoderms der Exumbrella. Bei der bilateralen *Siphonula* der Siphonanthen liegt diese Einstülpung excentrisch (oft nahe an den Schirmrand herabgerückt), hingegen bei der octoradialen *Disconula* der Disconanthen central, im Apicalpole selbst. Die auffallenden und scheinbar beträchtlichen Verschiedenheiten, welche die erste Anlage der Pneumatophore (sowohl in zeitlicher als räumlicher Beziehung) bei verschiedenen (oft selbst nahe verwandten) Physonecten zeigt, erkläre ich einfach durch cenogenetische Verschiebungen. Immer gehört der Teil des medusoiden Larvenkörpers, an welchem die erste Anlage erscheint, ursprünglich zu dessen Exumbrella.

Bei den Siphonanthen wird der eingestülpte, einem einfachen, beutelförmigen Drüsenschlauche vergleichbare Teil der Exumbrella als Luftsack *(Pneumatosaccus)* bezeichnet; er sondert in seiner oberen oder apicalen Hälfte eine Chitinmembran ab, die Luftflasche *(Pneumatocystis)*, während sein unterer oder distaler Teil (der „Lufttrichter“) als Gasdrüse fungirt *(Pneumadenia)*; das drüsige (meist gelbliche oder grünliche) Epithel dieses Teiles scheidet die Luft ab, welche durch die basale Öffnung der Luftflasche („Trichterpforte“ oder *Pneumatopyle)* in letztere hineintritt. Die Cystonecten oder Pneumatophoriden besitzen am Apicalpole der

Luftflasche ein äußeres Luftloch oder *Stigma* (die primäre Invaginationsöffnung), durch welches sie die Luft willkürlich entleeren können. Bei vielen Siphonanthen wächst das luftabsondernde Drüsenepithel des Lufttrichters durch die Trichterpforte in die basale Hälfte der Luftflasche hinein und kleidet dieselbe als „sekundäres Exoderm" aus (Chun).

Der Luftsack verbindet sich bei den meisten Siphonanthen später mit dem peripheren (nicht eingestülpten) Teile der primären Umbrella — dem Luftschirm, *Pneumatocodon* — durch eine Anzahl von verticalen Radialsepten, gewöhnlich acht, seltener vier oder sechzehn; bisweilen ist die Zahl variabel. Die radialen Taschen zwischen diesen Septen öffnen sich unten in den Centralkanal des Stammes und entsprechen den Radialkanälen eines einfachen Medusenschirms. Darauf gründet sich die Annahme, daß die ganze Luftkammer als eine „umgestülpte Schwimmglocke" anzusehen sei (Metschnikoff 1874). Im Gegensatze dazu wird dieselbe von den meisten Zoologen gegenwärtig als eine selbständige *medusoide Person* (oder ein „medusiformes Zooid") betrachtet und angenommen, daß sie als „Knospe" aus der primären Larve hervorwächst (Leuckart 1875, Claus 1878, Chun 1887). Der Gegensatz beider Auffassungen gipfelt in der Deutung des Luftsackes: derselbe ist nach der ersten Ansicht die *Exumbrella* eines Medusenschirms, nach der zweiten die *Subumbrella*. Diese letztere Auffassung ist nach meiner Überzeugung ganz irrtümlich, die erstere in gewissem Sinne zulässig. Die vergleichende Ontogenie der Siphonophoren scheint mir mit Bestimmtheit darzuthun, daß der Luftsack eine apicale Gasdrüse des Exoderms ist, welche bei der *Disconula* der Disconanthen im Scheitel des Schirmes selbst central sich in die Schirmgallerte einsenkt, bei der *Siphonula* der Siphonanthen hingegen excentrisch neben dem Scheitel. Sie entsteht also bei ersteren an derselben Stelle, mit welcher viele Medusen (z. B. *Aglaura*) sich saugnapfähnlich ansaugen können. Erst nachträglich dehnt sich diese apicale Luftdrüse so gewaltig aus, daß sie den größten Teil des ursprünglichen Larvenschirmes einnimmt, so daß man in gewissem Sinne von einer „Umstülpung" sprechen kann. Jedenfalls ist der „Luftsack" ursprünglich ein Teil vom Exodermepithel der *Exumbrella,* nicht der *Subumbrella.* Die ganze Pneumatophore ist nicht eine sekundäre Medusenperson, sondern der Schirm der primären Medusenlarve.

Die vielkammerige Pneumatophore der *Disconanthen* kann nur in ihrer ersten Anlage mit der einkammerigen Pneuma-

tophore der *Siphonanthen* verglichen werden. Auch hier ist sie anfangs weiter nichts als eine apicale Gasdrüse, welche nur einen kleinen Bezirk im Scheitel der primären Larven-Umbrella einnimmt. Bald umgiebt sich diese einfache Centralkammer aber mit einem Gürtel von acht Radialkammern, und weiterhin werden um diese viele concentrische Kammerringe angelegt. So entsteht die charakteristische octoradiale, concentrisch gekammerte Luftscheibe der *Porpitiden*, von welcher die amphithecte Pneumatophore der *Velelliden* nur eine sekundäre Modifikation darstellt. Bisweilen ist ihr Rand in 8—16 radiale Lappen gespalten. An der oberen Fläche mündet dieselbe durch zahlreiche Stigmata, von denen das centrale allein dem einfachen Apical-Stigma der Pneumatophoriden verglichen werden kann. Von der unteren Fläche gehen zahlreiche gegliederte Luftröhren oder Tracheen ab, welche sich in der sogenannten „Leber“ oder dem „drüsigen Centralorgan“ ausbreiten. Ich betrachte nur das entodermale Kanalnetz dieses voluminösen „Centralorgans“ als *„Leber“* (und vielleicht *„Niere“)*, hingegen das compacte exodermale Parenchym als eine mächtige Gasdrüse. Die unteren Enden der Tracheen sind nicht blind geschlossen, wie allgemein angenommen wird, sondern offen, und nehmen das abgesonderte Gas auf; ihre terminalen Mündungen entsprechen der „Trichterpforte der Luftflasche“ bei den Siphonanthen. Dagegen dienen die Stigmen der oberen Fläche (oder der Exumbrella) bei den Disconanthen nicht zur Aufnahme der atmosphärischen Luft von außen (wie allgemein angegeben wird), sondern nur zum Austritt des abgesonderten Gases (entsprechend dem Apical-Porus der Cystonecten).

Aurophore oder Luftglocke.

Durch den Besitz eines eigentümlichen, zum Nectosoma gehörigen Organs, das allen übrigen Siphonophoren fehlt, und das ich *Aurophora* nenne, zeichnet sich die neue, Tiefsee-bewohnende Familie der *Rhodaliden* aus; da sie auch in anderen Beziehungen sehr eigentümlich organisirt ist, kann man sie als Vertreter einer besonderen Ordnung, der *Auronecten*, ansehen. Die Aurophore ist eine voluminöse Gasdrüse, welche aus einer medusiformen Schwimmglocke sich entwickelt hat; sie liegt unterhalb der großen Pneumatophore, in der dorsalen Mittellinie des Stammes, gegenüber der ventralen Knospenreihe. Die Schirmhöhle der Schwimm-

glocke ist in einen engen muskulösen Luftgang *(Auroductus)* umgewandelt, dessen innere Öffnung in die Basis der Pneumatophore, die äußere nach außen mündet. Die Radialkanäle der metamorphen Nectophore sind in ein complicirtes Radialsystem von weiten Drüsenkammern umgewandelt.

Siphosoma oder Nährkörper.

Der Nährkörper zeigt in den verschiedenen Gruppen der Siphonophoren-Classe viel mannigfaltigere und bedeutendere Unterschiede in Gestalt und Zusammensetzung als der Schwimmkörper. Unstreitig der wichtigste Unterschied liegt zunächst darin, daß bei den Monosiphonien (oder den *monogastrischen Siphonophoren)* der Archisiphon oder Protosiphon (das primäre Magenrohr der Medusenlarve) allein als Organ der Nahrungsaufnahme und Verdauung bestehen bleibt, während bei den Polysiphonien (oder den *polygastrischen Siphonophoren)* daneben sich „sekundäre Saugröhren" oder Metasiphonen durch Knospung entwickeln, jede mit Magenhöhle und Mundöffnung versehen. Bei den Polysiphonien bleibt die primäre Mundöffnung der Medusenlarve nur selten bestehen, bei sämtlichen *Disconanthen* und bei *Stephalia, Arethusa* (vielleicht auch *Physalia*) unter den *Siphonanthen.* Bei den meisten (vielleicht bei allen übrigen) polygastrischen Siphonanthen schließt sich die primäre Mundöffnung des Protosiphon, welcher nur noch als Stamm *(Truncus* oder Coenosoma des Stockes) bestehen bleibt.

Die polymorphen Anhänge, welche als laterale Äste aus dem Stamm des Siphosoma hervorsprossen, sind teils medusoid *(Bracteen, Gonophoren),* teils polypoid *(Siphonen, Palponen, Cystonen, Gonostyle).* Die Polyorgan-Theorie faßt die ersteren als multiplicirte Umbrellen einer Meduse oder als sekundäre Vicarien von solchen auf, die letzteren als wiederholte Manubrien oder Vicarien von solchen. Die Polyperson-Theorie anderseits erblickt in jeder einzelnen Bractee eine Medusenperson, welche alle Organe bis auf die Umbrella verloren hat; in jedem einzelnen Siphon und Palpon eine selbständige Hydropolypenperson. Unsere Medusom-Theorie hingegen faßt auch diese polymorphen Anhänge teils als dislocirte Organe von Medusomen auf, teils als multiplicirte Ersatzorgane oder Vicarien von solchen.

Siphonen oder Saugröhren.

(Polypiten, Magenröhren, Magenschläuche, Nährpolypen, Freſspolypen, Hydranthen, Gastrozooide.)

Die Siphonen, welche der Klasse den Namen „Siphonophoren“ gegeben haben, sind die wichtigsten, niemals fehlenden Anhänge ihres Organismus. In physiologischem Sinne werden sie allgemein und mit Recht als die Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung angesehen, in morphologischem Sinne bald einem ganzen Polypen, bald dem homologen Magenrohr oder Manubrium einer Meduse verglichen. Wie bei diesen besitzt jeder Siphon oder jedes „Saugrohr“ am Distalende des schlauchförmigen Körpers eine Mundöffnung, am Proximalende eine Stammöffnung, durch welche seine einfache Höhlung sich in die Schirmhöhle oder die Stammhöhle öffnet. Durch eine oder zwei (oft auch drei) Ring-Strikturen zerfällt der einfache Hohlraum des Siphon in zwei, drei oder vier Kammern. Wenn vier Abschnitte deutlich zu unterscheiden sind, so ist der erste (proximale) ein dünner Stiel *(Pedunculus siphonalis)*, meist zugleich die Ansatzbasis des Tentakels; der zweite ein dickwandiger, mit Massen von Nesselzellen ausgerüsteter Vormagen *(Basigaster)*; der dritte, der eigentliche Magen *(Stomachus)*, meistens mit „Leberstreifen“, seltener mit drüsigen Zotten ausgekleidet; der vierte endlich ein äußerst kontraktiler Rüssel *(Proboscis)*. Der Magen geht meistens ohne scharfe Grenze in den Rüssel über, wogegen er vom Basigaster gewöhnlich scharf abgegrenzt ist (oft durch eine „Pylorusklappe“). Der Stiel des Vormagens ist oft rückgebildet oder nicht deutlich abgesetzt; gewöhnlich entspringt an ihm der Tentakel. Je nachdem der entwickelte Siphonophoren-Cormus nur einen einzigen oder mehrere Siphonen trägt, unterscheiden wir Monosiphonien und Polysiphonien.

Monosiphonien oder monogastrische Siphonophoren.

Von großer Bedeutung für das richtige Verständniss der Siphonen ist die Thatsache, daß bei allen Siphonophoren die primäre medusiforme Larve *(Disconula* oder *Siphonula)* nur einen einzigen Siphon trägt, und daß dieser bei einem Teile der Klasse bestehen bleibt *(Monogastricae)*, während er bei einem anderen Teile sich in den Stamm verwandelt und physiologisch durch mehrere se-

kundäre Siphonen (laterale Äste desselben) ersetzt wird *(Polygastricae)*. Bisher waren als monogastrische Siphonophoren nur die Eudoxien unter den Calycophoren bekannt; unter den neuen Tiefsee-Siphonophoren des „Challenger", welche ich demnächst im „Report" beschreiben werde, befinden sich jedoch auch interessante monogastrische Formen aus drei anderen Ordnungen (Discaliden, Athoriden, Cystaliden). Da in beiden Legionen der Klasse die Monosiphonien große Ähnlichkeit mit den bekannten Larvenformen von Polysiphonien zeigen, könnte man sie auch als „geschlechtsreif gewordene Larven" ansehen. Richtiger ist in phylogenetischem Sinne die umgekehrte Deutung: Jene Larven der Polysiphonien wiederholen nach dem biogenetischen Grundgesetze die Bildung ihrer Monosiphonien-Stammformen. Hinsichtlich der Magenstellung zeigen die Monosiphonien in beiden Legionen sehr wichtige Verschiedenheiten, welche sich durch ihre diphyletische Abstammung erklären. Bei den Discaliden oder den monogastrischen Disconanthen steht der primäre Siphon central im Mittelpunkte einer regulären octoradialen Umbrella, bei den monogastrischen Siphonanthen hingegen mehr oder weniger excentrisch an der Basis einer bilateralen Umbrella.

Polysiphonien oder polygastrische Siphonophoren.

Bei der großen Mehrzahl der Klasse finden sich im entwickelten Zustande mehrere Saugröhren oder Polypiten als Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung. Dieselben entstehen bei den *Disconanthen* durch Knospung aus der primären *Subumbrella,* hingegen bei den *Siphonanthen* durch Knospung aus der ventralen Mittellinie des primären *Siphon,* der sich in den Stamm verwandelt. Bei den ersteren umgeben diese „Metasiphonen" den primären Archisiphon kranzförmig, während sie bei den letzteren entweder einseitig in einer Linie oder allseitig (in einer Spirale) an dem Protosiphon verteilt sind. Im einfachsten und ursprünglichen Falle, wie er bei den polygastrischen Calyconecten und bei vielen Physonecten vorliegt, folgen sich die Metasiphonen in regelmäßiger metamerer Reihe an dem segmentirten Stamme, durch weite Internodien getrennt. Jeder einzelne Siphon ist (bei den Eudoxien und den entsprechenden einfachsten Prodoxien der Physonecten) mit einem Deckstück verbunden; beide zusammen bilden ein Medusoma, dessen Umbrella durch diese Bractee, dessen Manubrium

durch jenen Siphon repräsentirt wird. Bei den meisten Physonecten entwickeln sich aber bald zahlreiche Deckstücke, welche als bloße Multiplicationen der primären Bractee, mithin nur als untergeordnete Organe zu betrachten sind. Sobald jedoch aus der Basis eines solchen Medusoms Gonophoren hervorsprossen — also Anhänge vom morphologischen Werte einer Medusenperson — so erhält eine solche „Personengruppe" den morphologischen Wert eines *Cormidium.* Bei vielen Polysiphonien löst sich die metamere Ordnung der Cormidien später auf, und dann läßt sich die Zugehörigkeit der zerstreuten Siphonen zu den dissoluten Medusomen oft nicht mehr bestimmen.

Palponen oder Taster.

(Fühler, Arme, Flüssigkeitsbehälter, Hydrocystae, Dactylozooide.)

Bei der großen Mehrzahl der Siphonophoren finden sich am Siphosoma, zwischen den Siphonen zerstreut, oder gruppenweise mit denselben verbunden, die Taster oder Fühler. Dieselben sind stets einfache, dünnwandige, sehr kontraktile Schläuche, deren Proximalteil mit der Stammhöhle kommunicirt, während das distale Ende geschlossen ist. Morphologisch sind die Taster als mundlose Manubrien, oder als Magenschläuche von Medusomen zu deuten, deren Umbrellen sich in Deckstücke verwandelt haben oder ganz zurückgebildet sind. Von den Cystonen unterscheiden sich die Palponen durch den Mangel einer distalen Öffnung, von den Siphonen nicht allein hierdurch, sondern auch durch den Mangel der drüsigen Zotten und Leberstreifen in der Magengegend. Ihre physiologische Funktion scheint vorzugsweise (wenn auch nicht ausschließlich) Sinnesthätigkeit zu sein. Wahrscheinlich fungirt ihre empfindliche Spitze allgemein als Tastorgan, bisweilen zugleich als Auge; bei einer (neuen) *Athorybia* beobachtete ich eine Linse in diesem Ocellus (einem sichelförmigen Pigmentfleck an der Oberseite der Tasterspitze). Bei einigen Agalmiden scheinen die Tasterspitzen als Otocysten zu fungiren, indem sie sich durch einen starken Sphincter von der weiten Tasterhöhle abschnüren und eine kugelige Endblase bilden, in welcher ein krystallinischer Otolith durch Flimmerepithel in rotirender Bewegung erhalten wird. Palponen finden sich allgemein verbreitet bei den Physonecten und Physaliden; sie fehlen den Auronecten, Calyconecten und Disconecten. Nicht selten

sind die Palponen mit Tentakeln verwechselt worden (so z. B. öfter von Claus, selbst bei *Physophora*).

Cystonen oder Afterblasen.

Unter dieser Bezeichnung trenne ich von den übrigen polypoiden Organen der Siphonophoren blasenförmige Schläuche ab, welche bisher allgemein mit den Palponen verwechselt wurden. Allerdings sind sie diesen sehr ähnlich, unterscheiden sich aber sehr wesentlich durch den Besitz einer terminalen Öffnung. Durch diese Öffnung, welche die Tiere willkürlich öffnen und schließen können, werden Flüssigkeit und Excrete aus dem Kanalsystem entleert, vielleicht auch Wasser aufgenommen; sie ist daher als After zu betrachten. Häufig ist der Distalteil der Cystonen pigmentirt und mit besonderen Drüsenzellen ausgestattet; auch enthalten sie bisweilen geformte krystallinische Excrete. Offenbar stehen daher diese Afterblasen sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung näher den Siphonen als den Palponen; sie unterscheiden sich aber von den ersteren durch die einfache Wandstruktur. Ich finde diese Gebilde sehr verbreitet unter den *Physonecten*; dagegen scheinen sie den übrigen Ordnungen ganz zu fehlen.

Tentakeln oder Fangfäden.

(*Senkfäden, Nesselfäden, Filamente, Nematozooide.*)

Tentakeln sind bei allen Siphonophoren vorhanden, und sowohl als Fangapparate, wie als Angriffs- und Schutzwaffen unentbehrlich. Die neueren Angaben, wonach sie einigen Arten fehlen sollen, sind sicher dadurch zu erklären, daß die zarten Fäden beim Fange an der Basis abgerissen sind (was sehr leicht geschieht). Die Polyperson-Theorie deutet die Tentakeln als selbständige polypoide Personen. Ich stimme hingegen der Polyorgan-Theorie bei, welche sie für Organe der Siphonen erklärt. Nach meiner Ansicht verhalten sich jedoch die Tentakeln in beiden Legionen der Klasse völlig verschieden. Bei den Disconanthen (oder *Porpitarien*) bleibt der primäre Tentakelkranz am Schirmrande der Medusen-Larve (*Disconula* = *Archimeda*) erhalten; es sind mindestens acht vorhanden; gewöhnlich wird ihre Zahl später

sehr vermehrt; sie haben keine individuellen Beziehungen zu den einzelnen Siphonen, welche in großer Zahl aus der Subumbrella hervorsprossen. Ganz anders verhalten sich von Anfang an sämmtliche übrigen Siphonophoren, die Siphonanthen. Schon ihre primäre Medusen-Larve (*Siphonula* = *Protomeda*) besitzt constant nur einen einzigen Tentakel, und dieser ist excentrisch an der Basis des primären Siphon angeheftet. Die phylogenetische Ursache dieser eigentümlichen Lage ist in der bilateralen Umbildung zu suchen, welche die älteren vierstrahligen Medusen-Ahnen dieser Legion (*Codoniden*) durch die Rückbildung von drei Randtentakeln erlitten haben (*Euphysiden*); nur ein einziger Tentakel blieb erhalten und wurde um so stärker ausgebildet; er wanderte in Folge der ventralen Spaltung der Umbrella an deren Unterseite bis zur Basis des Siphon. Eine ähnliche *centripetale Wanderung* der Tentakeln kommt auch bei Medusen vor, bald auf der oberen, bald auf der unteren Fläche des Schirms. — Die Thatsache, daß jeder einzelne Siphon der polygastrischen Siphonanthen an seiner Basis ebenfalls nur einen einzigen Tentakel trägt, ist einfach als die Folge einer metameren Wiederholung jenes primären Verhältnisses anzusehen (Vererbung).

Nur bei wenigen Siphonophoren bleiben die Tentakeln einfache Fangfäden. Bei der großen Mehrzahl wächst aus denselben eine Reihe von Seitenzweigen hervor (Beifäden, accessorische Tentakeln, Nebenfäden oder *Tentillen*) — ähnlich wie bei den Cladonemiden (*Pteronema*, *Gemmaria*). Die terminale Bewaffnung derselben mit mannigfach gestalteten „Nesselknöpfen“ ist oft sehr charakteristisch für einzelne Gattungen und Arten. Manche Vertreter der Polyperson-Theorie betrachten selbst jedes dieser Nebenorgane als selbständiges Individuum, als autonome Person, und Claus findet sogar, daß die mantelartige Umhüllung (*Involucrum*), welche bei vielen Physonecten jeden einzelnen Nesselknopf umgiebt, „morphologisch offenbar dem Schirm der Meduse entspricht“ (1878). Nach meiner Ansicht sind alle diese Anhänge, mag ihre Structur noch so verwickelt sein, nur untergeordnete Organe zweiten Ranges.

Palpakeln oder Tastfäden.

Unter diesem Begriffe verstehe ich ausschliesslich die langen, äußerst kontraktilen, hohlen, einfachen Fäden, welche bei der

Mehrzahl der Physonecten an der Basis der Palponen angebracht sind; sie verhalten sich morphologisch und genetisch zu den letzteren ganz ebenso, wie die *Tentakeln* zu den *Siphonen*. Während die Tentakeln vorzugsweise als Fangorgane und Waffen von Bedeutung sind, fungiren dagegen die Palpakeln als feine, weit verstreckbare Tastorgane; sie unterstützen die Sinnesfunktion der Palponen. Jeder Palpon trägt immer nur einen einzigen Palpakel, und dieser ist stets einfach, niemals verästelt. Während die Anhänger der Polyperson-Theorie in jedem Palpakel ein selbständiges „*Individuum*“, d. h. eine sensible Person erblicken, muß ich dagegen der Polyorgan-Theorie beistimmen, welche denselben nur für ein Organ des Palpon erklärt.

Bracteen oder Deckstücke.

(*Hydrophyllià, Protecta, Deckblätter, Deckschuppen*, *Phyllozooide.*)

Die polymorphen Organe, welche gewöhnlich als „Deckstücke“ aufgeführt werden, fehlen in den drei Ordnungen der *Disconecten*, *Cystonecten* und *Auronecten* vollständig, bei den ersteren ursprünglich, bei den letzteren beiden wahrscheinlich infolge von Rückbildung. Die beiden übrigen Ordnungen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Deckstücke sehr wesentlich dadurch, daß dieselben bei den *Calyconecten* an jedem Medusom in Einzahl auftreten, bei den *Physonecten* hingegen in Mehrzahl. Nur die primäre Larve der letzteren (Siphonula) bildet häufig ein einziges „primäres Deckstück“ (*Protobractea*), und dieses ist dann dem einzigen Deckstück der ersteren (*Eudoxia*) zu vergleichen, bezüglich der Umbrella der ursprünglichen Stammform *(Protomeda).*

Die physiologische Bedeutung der Bracteen liegt ausschließlich in ihren protectiven Function; sie sind Schilder oder Schirmorgane, unter deren Schutze sich die übrigen Personen des Stockes verbergen. Was ihre morphologische Deutung betrifft, so faßt die Polyperson-Theorie die Deckstücke als rückgebildete medusoide Personen auf, welche das Manubrium und die Tentakeln verloren, um so mehr aber den Gallertschirm ausgebildet haben; die Polyorgan-Theorie hingegen erblickt in ihnen multiplicirte Umbrellen. Nach unserer Medusom-Theorie muß man zunächst zwischen den primären und sekundären Deckstücken unterscheiden. Die Protobracteen oder die *primären Deckstücke*, welche

in Einzahl bei den Larven der Physonecten und bei den Eudoxomen der Calyconecten sich finden, sind als die Umbrella einer primären Medusen-Person aufzufassen. Die Metabracteen hingegen oder die *sekundären Deckstücke*, welche gewöhnlich in sehr großer Zahl den Stamm der Physonecten bedecken, können verschiedene Bedeutung haben; sie können entstanden sein als:

1) Dislocirte Umbrellen von sekundären Medusomen;
2) Vicarien oder multiplicirte Ersatzdeckstücke von solchen;
3) Spaltstücke von geteilten (z. B. vierteiligen) Umbrellen.

Der direkte Übergang von Nectophoren in Bracteen ist bei den Athoriden und Anthophysiden zu beobachten. Bei *Athoria* und *Rhodophysa* finde ich im Distalende jeder Bractee eine kleine rudimentäre Schwimmhöhle, bisweilen mit vier Nesselköpfen.

Gonostyle oder Geschlechtsstiele.

(*Blastostyle, Gonoblastidien, Gonodendren, Klinozooide.*)

Die Gonophoren oder die medusiformen „Geschlechts-Personen" der Siphonophoren entwickeln sich bisweilen direkt am Stamme, d. h. als Knospen aus der Magenwand des primären Siphon; so bei manchen monogastrischen Siphonophoren und bei einzelnen polygastrischen (z. B. bei Agalmiden mit dissoluten Cormidien). Viel häufiger wachsen die Knospen aus der Magenwand von sekundären polypoiden Personen hervor, welche wir *Gonostyle* oder *Blastostyle* (Allmann) nennen wollen. Gewöhnlich sind diese Schläuche mundlos und werden als „Taster" bezeichnet, besser als Sexual-Palponen; bisweilen (bei den Porpitiden und Velelliden) besitzen sie einen terminale Mundöffnung und können dann Sexual-Siphonen genannt werden. Gewöhnlich verästeln sich diese Schläuche sehr stark baumförmig, so daß die zahlreichen daran sitzenden Gonophoren große Trauben bilden (Geschlechtsbäumchen, *Gonodendra*), In physiologischer Beziehung unterscheiden sich die Gonostyle sowohl von den Palponen als von den Siphonen sehr wesentlich dadurch, daß ihre einzige Funktion in der Produktion von Gonophoren besteht. In morphologischer Hinsicht kann man sie als sterile Polypen-Personen auffassen, welche sich zu ihren Gonophoren-Knospen ähnlich verhalten, wie ein Hydropolypenstock zu seinen Medusenknospen (Polyperson-Theorie) — dann würde die Generationsfolge (*Strophogenesis*) an die Stelle des ursprüng-

lichen Generationswechsels (*Metagenesis*) getreten sein. Nach der Polyorgan-Theorie hingegen ist jeder Gonostyl nur als ein Organ zu betrachten, entsprechend einem Medusen-Manubrium, aus welchem Medusen-Personen der nächsten Generation durch Knospung entstehen.

Gonophoren oder Geschlechts-Personen.

(*Reproductoren, Sexual-Medusoide, Gonozooide.*)

Unter allen Teilen des Siphonophoren-Organismus sind die Gonophoren immer diejenigen, welche am unzweideutigsten die ursprüngliche Natur der Medusen-Person bewahrt haben; stets finden sich daran beide Hauptorgane vor, die *Umbrella* und das *Manubrium*; in der Wand des letzteren entstehen die Geschlechtsproducte. Aber nur bei den Disconecten (und vielleicht bei einem Teile der Cystonecten) scheint die Mundöffnung des Manubrium zum Durchbruche zu gelangen; bei den übrigen bleibt dasselbe geschlossen. Die Geschlechtsprodukte entstehen bei beiden Geschlechtern der *Siphonanthen* in der ganzen Peripherie des Manubrium (wie bei den *Codoniden*) — und zwar aus dessen Exoderm. An der Umbrella der Gonophoren bleibt fast immer das Velum und der Ringkanal des Schirmrandes wohl erhalten, ebenso die vier Radialkanäle der Subumbrella. Nur selten werden diese Teile mehr oder weniger rudimentär, so daß die Medusenform in die rückgebildete Gestalt des medusoiden „Sporosackes" übergeht. Die Tentakeln am Schirmrande der Gonophoren sind gewöhnlich verschwunden, bisweilen aber noch als vier Rudimente erkennbar (bei einigen Calyconecten). Bei den *Disconanthen*, deren freie Sexual-Medusen in geschlechtsreifem Zustande noch nicht bekannt sind, dürften dieselben vielleicht acht getrennte Gonaden aus ihrer Subumbrella hervorsprossen lassen.

Über die Verteilung der beiderlei Gonophoren am Cormus ist zu bemerken, daß die meisten Siphonophoren monöcisch sind. Diöcisch sind einige Calyconecten (*Mitrophyes, Diphyes*) und Physonecten (*Apolemia, Athoralia*). Unter den monöcischen Cormen finden sich beiderlei Personen bald in getrennten Cormidien (diklinisch), bald gemischt in jedem einzelnen Cormidium (monoklinisch). Dagegen sind hermaphroditische Personen (d. h. Gonophoren, welche Sperma und Eier bilden) in dieser Klasse nicht bekannt. Die männlichen Personen heißen Androphoren, die weiblichen Gynophoren.

Systematische Synopsis der Familien und Genera der Siphonophoren.

(Die mit einem * bezeichneten Formen sind neu.)

Erste Legion (oder Subclasse) der Siphonophoren:

Disconanthae, Hkl.

Siphonophoren mit einem scheibenförmigen Stamm, welcher eine vielkammerige, ursprünglich octoradiale Pneumatophore einschließt und ursprünglich aus einem Medusen-Schirm entstanden ist. Aus der Unterfläche des letzteren (Subumbrella) sprossen in concentrischen Ringen die stockbildenden Personen hervor, welche den axialen Central-Siphon umgeben: entweder secundäre Siphonen oder Palponen, aus deren Wand die medusenförmigen Gonophoren knospen. Der Scheibenrand trägt einen Kranz von zahlreichen (ursprünglich acht) Tentakeln, welche keine Beziehung zu den einzelnen Siphonen besitzen. Schwimmglocken und Bracteen kommen niemals vor. Die primäre Larve, welche aus dem befruchteten Ei entsteht, ist eine reguläre Meduse von octoradialem Bau *(Disconula);* an ihrem Schirmrande steht ein Kranz von acht Tentakeln. Die Stammformen der Disconanthen (*Archimeda*) sind wahrscheinlich octoradiale und octonemale Trachomedusen aus der Familie der Trachynemiden (Pectylliden).

Erste Ordnung: **Disconectae,** Hkl.

(Synonym: *Chondrophorae,* Cham., *Velellidae,* Esch., *Porpitae,* Goldf., *Cirrhigradae,* Blainv., *Porpitariae,* Hkl.)

Einzige Ordnung der Disconanthen; daher die Charactere dieser Legion.

1. Familie: **Discalidae***, Hkl. (fam. nova).

Monogastrische Disconecten mit kreisrunder, glockenförmiger Pneumatophore; Schirm von regulär-octoradialer Grundform, ohne verticalen Kamm. Die Gonostyle, welche aus der Subumbrella hervorsprossen und den centralen primären Siphon umgeben, sind Palponen ohne Mundöffnung. Marginale Tentakeln einfach, mit endständigen Nesselknöpfen. (Tiefsee-Bewohner.)

1. Genus: *Discalia**, Hkl. Schirm gewölbt, glockenförmig, fast kugelig. Pneumatophore mit einem Kranze von 8 Radialkammern

um die Centralkammer, ohne concentrische Ringkammern. Tentakeln 8 oder 16. *D. primordialis** Hkl. (Tr. Pac.). *D. medusina**, Hkl. (S. Pac.).

2. Genus: *Disconalia**, Hkl. Schirm flach, linsenförmig, Pneumatophore mit einem Kranze von 8 Radialkammern und mehreren concentrischen Ringkammern, sowie 16 Randlappen. Tentakeln zahlreich. *D. pectyllis** Hkl. (Ind.). *D. gastroblasta** Hkl. (Pac.).

2. Familie: **Porpitidae, Brdt.**

Polygastrische Disconecten mit kreisrunder, scheibenförmiger oder kappenförmiger, concentrisch gekammerter Pneumatophore; Schirm von regulär-octoradialer Grundform, ohne verticalen Kamm. Die Gonostyle, welche aus der Subumbrella hervorsprossen und den centralen primären Siphon umgeben, sind secundäre Siphonen mit Mundöffnung. Marginale Tentakeln mit drei Reihen von sitzenden oder gestielten Nesselknöpfen.

3. Genus: *Porpalia**, Hkl. Schirm gewölbt, linsenförmig oder fast kugelig. Tentakeln am Schirmrande in 8 Büscheln, indem die 8 primären weit vortreten. Luftkappe gelappt. *P. globosa* Esch. (Tr. Atl.), *P. prunella**, Hkl. (Tr. Pac.).

4. Genus: *Porpema**, Hkl. Schirm gewölbt, linsenförmig oder fast kugelig. Tentakeln sehr zahlreich, in mehreren Kreisen über einander; die 8 primären Tentakeln nicht vortretend. Luftkappe gelappt. *P. lenticula**, Hkl. (Ind.). *P. medusa** Hkl. (S. Atl.).

5. Genus: *Porpitella**, Hkl. Schirm flach, scheibenförmig. Tentakeln am Schirmrande in 8 oder 16 Büscheln, indem die 8 primären (und 8 secundären) weit vortreten. Luftscheibe ganzrandig. *P. caerulea,* Esch. (Tr. Pac.). *P. radiata,* Bdt. (Tr. Pac.).

6. Genus: *Porpita,* Lam. Schirm flach, scheibenförmig. Tentakeln sehr zahlreich, in mehrereren Kreisen über einander; die 8 primären Tentakeln nicht vortretend. Luftscheibe ganzrandig. *P. mediterranea,* Esch. (Med.). *P. linnaeana,* Less. (N. Atl.). *P. umbella,* Esch. (Tr. Atl.). *P. gigantea,* Péron (Ind.).

3. Familie: **Velellidae, Esch. (s. restr.).**

Polygastrische Disconecten mit elliptischer oder amphithecter (parallelogrammer), concentrisch gekammerter Pneumatophore. Schirm flach scheibenförmig, von elliptischer oder amphithecter Grundform; Exumbrella mit einem verticalen Kamm (meistens in einer Diagonal-Ebene). Gonostyle mit Mundöffnung, wie bei den Porpitiden. Marginale Tentakeln einfach, ohne Nesselknöpfe.

7. Genus: *Rataria,* Esch. Schirm elliptisch. Verticaler Kamm in der größeren Ellipsen-Axe, ohne Skelet-Blatt der Pneumatophore. Tentakel-Kranz einfach. *R. cordata,* Esch. (N. Atl.). *R. mitrata,* Esch. (Tr. Atl.). *R. cristata** Hkl. (S. Atl.).

8. Genus: *Velella,* Lam. Schirm meist elliptisch. Verticaler Kamm in einer diagonalen Axe der Pneumatophore, durch ein verticales Chitin-Blatt derselben gestützt. Tentakel-Kranz einfach. *V. spirans,* Forsk. (Med.), *V. caurina,* Esch. (N. Atl.). *V. scaphidia,* Per. (S. Atl.). *V. patellaris,* Mert. (Pac.).

9. Genus: *Velaria**, Hkl. Schirm meist viereckig (parallelogramm), mit abgerundeten Ecken. Verticaler Kamm wie bei *Velella*; aber Tentakel-Kranz mehrfach. *V. mutica* Lmk. (N. Atl.). *V. oblonga,* Cham. (Pac.). *V. indica,* Esch. (Ind.).

Zweite Legion (oder Subclasse) der Siphonophoren: **Siphonanthae,** Hkl.

Siphonophoren mit einem röhrenförmigen Stamm, welcher an seinem Apical-Pole eine einfache (in einer Ordnung fehlende, niemals vielkammerige) Pneumatophore trägt und ursprünglich aus einem Medusen-Manubrium entstanden ist. Aus der ventralen Mittellinie des letzteren sprossen in einer (geraden oder spiral gewundenen) Reihe die stockbildenden Personen hervor, welche durch Arbeitstheilung sehr verschiedene Formen annehmen. Jeder Siphon trägt an seiner Basis einen einzigen Tentakel. Die primäre Larve, welche aus dem befruchteten Ei entsteht, ist eine bilaterale Meduse *(Siphonula),* mit einer ventralen Schirmspalte; oft ist ihr Schirm stark rückgebildet und modificirt; an der Basis ihres Manubrium (des primären Siphon) steht ein einziger Tentakel. Die Stammformen der Siphonanthen (*Protomeda*) sind wahrscheinlich bilaterale und mononemale Anthomedusen aus der Familie der Codoniden (Euphysiden).

Zweite Ordnung: **Calyconectae,** Hkl.

(Synonym: *Calycophoridae* Leuck., *Diphyidae* Esch., *Diphyae* Cuv., *Abylariae* Hkl.)

Siphonanthen ohne Pneumatophore und ohne Palponen, mit einer oder mehreren Schwimmglocken am Apical-Pole des langgestreckten polygastrischen Stammes; die monogastrischen Formen

mit einem Deckstück. (Viele Arten der Calyconecten unterliegen einem regelmäßigen Generationswechsel, indem die Cormidien, welche an dem langgestreckten polygastrischen Cormus sich metamer wiederholen, sich ablösen und erst als freie „Eudoxien“ geschlechtsreif werden. Aus dem Ei der letzteren entwickelt sich eine Siphonula mit primärer heteromorpher Schwimmglocke. Beide Generationen, die monogastrische und polygastrische, müssen aus praktischen Gründen im System ebenso getrennt und neben einander classificirt werden, wie die Hydromedusen und ihre Hydropolypen-Ammen.)

4. Familie: **Eudoxidae,** Hkl.

Monagastrische Calyconecten, welche ursprünglich aus zwei Medusomen zusammengesetzt sind, einer sterilen Person (Siphon nebst Tentakel und Deckstück) und einer fertilen Person (Gonophore). Später kann der dipersonale Cormus traubenförmig werden, indem accessorische Gonophoren zu der primären hinzutreten. Eine (sterile) „Special-Schwimmglocke“ kommt nicht zur Ausbildung.

4A. I. Subfamilie: **Diplophysidae,** Hkl.

Deckstücke mit abgerundeter Exumbrella, ohne Kanten, helmförmig oder kegelförmig.

10. Genus: *Diplophysa,* Ggbr. Deckstück halbkugelig oder fast kugelig, mit abgerundeter Exumbrella ohne Kanten und Scheitelspitze. Phyllocyst einfach, in der verticalen Hauptaxe (teilweise freie Eudoxien von *Monophyes*). *D. inermis,* Ggbr. (Med.). *D. truncata,* Will. (Med., Atl.). *D. Köllikeri,* Hxly. (Ind.).

11. Genus: *Eudoxon,* Hkl. Deckstück kappenförmig oder helmförmig, mit abgerundeter Exumbrella, ohne Scheitelspitze und Kanten. Phyllocyst einfach, ohne Apophyse. (Teilweise freie Eudoxien von *Praya?*) *E. didymon* *, Hkl. (Tr. Atl).

12. Genus: *Cucullus,* Less. Deckstück kegelförmig oder trichterförmig, ohne Kanten, mit abgerundeter Exumbrella und mit Scheitelspitze, sowie tiefer Ventral-Fissur. Phyllocyst einfach, ohne Apophyse. (Teilweise freie Eudoxien von *Diphyes.*) *C. campanula,* Leuck. (Med.). *C. elongatus,* Will (Med.). *C. Lessoni,* Esch. (Pac.).

4A. II. Subfamilie: **Aglaismidae,** Hkl.

Deckstück mit kantiger Exumbrella, prismatisch oder polygonal (freie Eudoxien von *Abyliden*).

13. Genus: *Cuboides*, Quoy. Deckstück sechsseitig, würfelförmig. Von der Basis des senkrecht aufsteigenden Phyllocyst gehen zwei laterale Lappen ab. (Freie Eudoxien von *Cymba*). *C. crystallus,* Hkl. (N. Atl.). *C. nacella,* Hkl. (Ind.). *C. vitreus,* Quoy (Pac.).

14. Genus: *Amphirrhoa*, Lesr. Deckstück sechsseitig-prismatisch, suflörkastenförmig. Von der Spitze des senkrecht absteigenden Phyllocyst gehen fast rechtwinkelig zwei horizontale laterale Canäle divergirend ab. (Freie Eudoxien von *Abyla.*) *A. trigona* Hkl. (Med.). *A. carina** Hkl. (N. Atl.). *A. alata,* Hxly. (S. Pac.).

15. Genus: *Sphenoides,* Hxly. Deckstück vierseitig-prismatisch, unten keilförmig. Von der Basis des Phyllocyst steigt ein einziger unpaarer, spornförmiger Canal nach unten ab. (Freie Eudoxien von *Bassia.*) *S. australis,* Hxly. (S. Pac.). *S. perforata,* Hkl. (Tr. Atl.). *S. obeliscus*,* Hkl. (N. Atl.). *S. tetragona*,* Hkl. (Ind.).

16. Genus: *Aglaisma*, Esch. (s. m.). Deckstück fünfseitig-prismatisch. Von der Basis des Phyllocyst gehen vier Radial-Canäle ab, zwei paarige nach rechts und links, ein aufsteigender nach oben und ein absteigender nach unten. (Freie Eudoxien von *Calpe.*) *A. Eschscholtzii,* Hxly. (Med., Atl.). *A. elongata*, Hxly. (Pac.).

5. Familie: **Ersaeidae,*** Hkl.

Monogastrische Calyconecten, welche ursprünglich aus drei Medusomen zusammengesetzt sind: einer sterilen Person (Siphon nebst Tentakel und Deckstück), einer sterilen Special-Schwimmglocke (deren Manubrium durch Rückbildung ausgefallen ist) und einer fertilen Person (Gonophore). Später wird der tripersonale Cormus traubenförmig, indem accessorische Gonophoren zu der primären hinzutreten.

17. Genus: *Ersaea,* Esch. (s. m.). Deckstück konisch, trichterförmig oder kapuzenförmig, oben mit Spitze. (Zum Teil freie Eudoxien von *Diphyopsis?*) *E. Gaimardi*, Esch. (Med.). *E. compressa*,* Hkl. (N. Atl.). *E. Bojani,* Esch. (Pac.).

6. Familie: **Monophyidae,** Claus.

(= *Sphaeronectidae,* Huxley.)

Polygastrische Calyconecten mit einer einzigen definitiven Schwimmglocke an der Spitze des Stammes.

6A. I. Subfamilie: **Sphaeronectidae,** Hxly. (s. r.).

Schwimmglocke mützenförmig, abgerundet, ohne Kanten.

18. Genus: *Sphaeronectes,* Huxley (s. m.). Hydroecium der Haupt-Schwimmglocke eine offene Rinne an deren Ventral-Seite, von zwei lateralen Flügeln unvollständig geschlossen. *S. princeps*,* Hkl. (Ind.). *S. hydrorrhoa*,* Hkl. (T. Atl.).

19. Genus: *Monophyes,* Claus. Hydroecium ein geschlossener Canal oder eine trichterförmige Höhle an der Ventral-Seite der Haupt-Schwimmglocke. (Eudoxien frei als *Diplophysa.*) *M. gracilis*, Cls. (Med.). *M. irregularis,* Cls. (Med.). *M. Köllikeri,* Hkl. (= *Sphaeronectes Köllikeri,* Hxly.). (Ind.).

20. Genus: *Mitrophyes**, Hkl. Hydroecium fehlt. Der Stamm liegt frei zwischen der Exumbrella der definitiven Haupt-Schwimmglocke und einem mützenförmigen Deckstück, welches aus der rückgebildeten primären Schwimmglocke entstanden ist. *M. peltigera*,* Hkl. (T. Atl.).

6B. II. Subfamilie: **Cymbonectidae,** Hkl.

Schwimmglocke pyramidal, mit vortretenden Kanten.

21. Genus: *Cymbonectes*,* Hkl. Hydroecium der Hauptschwimmglocke unvollständig, eine offene Rinne an deren Ventral-Seite, von zwei lateralen Flügeln unvollständig gedeckt. *C. cymba**, Hkl. (Tr. Atl.). *C. mitra* Hkl. (= *Diphyes mitra,* Hxly.). (Ind.).

22. Genus: *Muggiaea,* Busch. Hydroecium der Hauptschwimmglocke ein geschlossener Canal oder eine trichterförmige Höhle an der Ventral-Seite (Flügel verwachsen). Eudoxien frei als *Eudoxon. M. Kochii*, Chun (Med.). *M. pyramidalis,* Busch (Atl.). *M. Chamissonis,* Hkl. (= *Diphyes Chamissonis,* Hxly.). (Pac.).

23. Genus: *Cymba*, Esch. (s. m.). Hydroecium eine trichterförmige Höhle. Deckstücke der Eudoxien würfelförmig, sechsseitig (*Cuboides*). *C. crystallus**, Hkl. (N. Atl.). *C. Vogtii* (= *Abyla Vogtii* Hxly.) (S. Pac.). *C. nacella*, Less. (Ind.).

7. **Familie: Diphyidae, Esch. (s. restr.).**

Polygastrische Calyconecten mit zwei Schwimmglocken.

7A. I. Subfamilie: **Prayidae,** Köll.

Schwimmglocken mit abgerundeter Exumbrella, ohne Kanten. (Deckstücke der Eudoxome helmförmig, ohne Kanten.)

24. Genus: *Praya,* Blainv. Beide Schwimmglocken fast von gleicher Größe, neben einander liegend. Eudoxome mit abgerun-

deter Exumbrella, ohne Kanten, ohne Special-Schwimmglocken. *P. maxima,* Ggbr. (Med.). *P. galea**, Hkl. (N. Atl.). *P. cymbiformis,* Leuck. (S. Atl.).

25. Genus: *Lilyopsis*, Chun. Beide Schwimmglocken wie bei *Praya.* Jedes Eudoxom mit einer Special-Schwimmglocke. *L. diphyes,* Vogt (Med.). *L. medusa,* Mtsch. (Med.). *L. rosea,* Chun (Med.). *L. catena**, Hkl. (Atl.).

7B. II. Subfamilie: **Epibulidae,** Hkl.

Schwimmglocken pyramidal, mit kantiger Exumbrella; die vordere ebenso groß oder größer als die hintere. (Deckstücke der Eudoxome trichterförmig oder conisch.)

26. Genus: *Epibulia*, Esch. (s. m.) (= *Galeolaria,* Blainv.) Kein Hydroecium. Stamm zwischen beiden Schwimmglocken freihängend. Eudoxome ohne Spezial-Schwimmglocke. *E. aurantiaca,* Vogt (Med.). *E. turgida,* Ggbr. (Med.). *E. truncata*, Sars (N. Atl.). *E. Sarsii*, Ggbr. (Arkt.) *E. stephanomia,* Mert. (Pac.). *E. biloba*, Sars (N. Atl.).

27. Genus: *Diphyes*, Cuv. Vordere Schwimmglocke mit einem Hydroecium, hintere mit einem (rinnenförmigen oder geschlossenen) Hydroecial-Canal, aus dessen Mündung der Stamm vortritt. Eudoxome ohne Special-Schwimmglocke. Eudoxien frei als *Cucullus. D. acuminata*, Leuck. (Med.). *D. subtilis*, Chun (Med.), *D. appendiculata,* Esch. (Pac.). *D. gracilis,* Ggbr. (= *D. elongata,* Hyndm.?) Atl.

28. Genus: *Diphyopsis**, Hkl. Schwimmglocken wie bei *Diphyes.* Jedes Eudoxom mit einer (sterilen) Special-Schwimmglocke. Eudoxien frei als *Ersaea. D. campanulifera,* Quoy (Med.). *D. compressa**, Hkl. (N. Atl.). *D. dispar*, Cham. (Pac.).

7C. III. Subfamilie: **Abylidae,** Ag.

Schwimmglocken pyramidal oder prismatisch, mit kantiger Exumbrella, die vordere viel kleiner als die hintere. (Deckstücke der Eudoxien polyhedrisch, mit Kanten.)

29. Genus: *Abyla,* Quoy (s. r.). Distale Schwimmglocke fast dreiseitig-prismatisch, mit drei Flügelkanten. Deckstück der Eudoxien mit zwei divergenten (fast horizontalen) lateralen Phyllocyst-Canälen *(Amphirrhoa). A. trigona*, Quoy (Med.). *A. carina**, Hkl. (Tr. Atl.). *A. Gegenbauri**, Hkl. (S. Pac.).

30. Genus: *Bassia*, Quoy (s. m.) Distale Schwimmglocke fast vierseitig-prismatisch, mit vier Flügel-Kanten. Deckstück der

Eudoxien mit einem unpaaren absteigenden Basal-Canal am Phyllocyst. (*Sphenoides.*) *B. quadrilatera*, Quoy (S. Pac.). *B. obeliscus**, Hkl. (N. Atl.). *B. perforata*, Hkl. (= *Abyla perforata*, Ggbr.) (Tr. Atl.). *B. tetragona**, Hkl. (Ind.).

31. Genus: *Calpe*, Quoy. Distale Schwimmglocke fast fünfseitig-prismatisch, mit fünf Flügelkanten. Deckstück der Eudoxien mit vier divergenten Canälen am Phyllocyst, zwei lateralen, einem aufsteigenden und einem absteigenden *(Aglaisma)*. *C. pentagona*, Quoy (Med., Atl.). *C. Huxleyi**, Hkl. (Tr. Pac.).

8. Familie: **Desmophyidae***, Hkl.

Polygastrische Calyconecten mit drei bis sechs oder mehr Schwimmglocken, in ein zweizeiliges Nectosoma geordnet. Jedes Cormidium mit einem Deckstück. (Verbindende Zwischengruppe zwischen den *Diphyiden* und *Polyphyiden*, zwischen *Praya* und *Hippopodius.*)

32. Genus: *Desmophyes**, Hkl. Schwimmglocken abgerundet, ohne Kanten, wie bei *Praya.* Auch die Cormidien des Siphosoma ähnlich wie bei *Praya*, jedes mit einem abgerundeten helmförmigen Deckstück. *D. annectens**, Hkl. (Ind.). *D. imbricata**, Hkl. (S. Pac.).

9. Familie: **Polyphyidae, Chun** (= *Hippopodidae*, Köll.).

Polygastrische Calyconecten mit drei bis sechs oder mehr Schwimmglocken, in ein zweizeiliges Nectosoma geordnet. Cormidien ohne Deckstücke.

33. Genus: *Hippopodius*, Quoy. Schwimmglocken von der Form eines Pferdehufes, mit abgerundeter Exumbrella. Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt (an der Basis jedes Siphon ein Paar Gonophoren). *H. gleba*, Leuck. (Med.). *H. squamatus**, Hkl. (S. Atl.). *H. cupola**, Hkl. (Pac.).

34. Genus: *Polyphyes**, Hkl. Schwimmglocken wie bei *Hippopodius.* Cormidien dissolut; Gonophoren zwischen den Siphonen in den Internodien. *P. luteus*, Köll. (Med.). *P. dissolutus**, Hkl. (S. Atl.).

35. Genus: *Vogtia*, Köll. Schwimmglocken pyramidal, mit fünfkantiger Exumbrella. Cormidien ordinat, wie bei *Hippopodius.* *V. pentacantha*, Köll. (Med.). *V. spinosa*, Kef. u. Ehl. (Tr. Atl.).

Synopsis des Generationswechsels zwischen monogastrischen und polygastrischen Calyconecten.

(*Eudoxien* und *Calycophoren-Stöcken.*)

A. Familie der Monophyiden.

I. Gruppe: **Monogastrische Generation.**	II. Gruppe: **Polygastrische Generation.**
Diplophysa inermis, Ggbr.	*Monophyes gracilis,* Cls. (Med.).
Diplophysa truncata, Will.	*Monophyes irregularis* Cls. (Med.).
Diplophysa Koellikeri, Hkl.	*Monophyes Koellikeri,* Hxly. (Ind.).
Eudoxon Eschscholtzii, Busch.	*Muggiaea Kochii,* Chun (Med.).
Eudoxon pyramidale, Will.	*Muggiaea pyramidalis,* Busch. (Med., Atl.).
Eudoxon cordiforme, Hkl. (= *Cucubalus cordiformis,* Quoy.)	*Muggiaea Chamissonis* (= *Diphyes,* Hxly.). (Pac.).
Cuboides crystallus, Hkl.	*Cymba crystallus* Hkl. (N. Atl.).
Cuboides nacella, Hkl.	*Cymba nacella,* Less. (Ind.).
Cuboides vitreus, Hxly.	*Cymba Vogtii,* Hxly. (Tr. Pac.).

B. Familie der Diphyiden.

Cucullus campanula, Leuck.	*Diphyes acuminata,* Leuck. (Med.).
Cucullus elongatus, Will.	*Diphyes subtilis,* Chun. (Med.).
Cucullus gracilis, Hkl.	*Diphyes gracilis,* Ggbr. (Atl.).
Cucullus Lessoni, Esch.	*Diphyes appendiculata,* Esch. (Pac.).
Ersaea Gaimardi, Esch.	*Diphyopsis campanulifera,* Quoy.
Ersaea compressa, Hkl.	*Diphyopsis compressa,* Hkl. (Atl.).
Ersaea Bojani, Esch.	*Diphyopsis dispar,* Cham. (Pac.).
Amphirrhoa trigona, Ggbr.	*Abyla trigona,* Quoy. (Med.).
Amphirrhoa carina, Hkl.	*Abyla carina,* Hkl. (Atl.).
Amphirrhoa alata, Hxly.	*Abyla Gegenbauri,* Hkl. (Pac.).

Sphenoides australis, Hxly.	*Bassia quadrilatera*, Quoy. (Pac.).
Sphenoides perforata, Hkl.	*Bassia perforata*, Ggbr. (Atl.).
Sphenoides obeliscus, Hkl.	*Bassia obeliscus*, Hkl. (Atl.).
Sphenoides tetragona, Hkl.	*Bassia tetragona*, Hkl. (Ind.).
Aglaisma Eschscholtzii, Hxly.	*Calpe pentagona*, Quoy. (Med.).
Aglaisma elongata, Hxly.	*Calpe Huxleyi*, Hkl. (Pac.).

Dritte Ordnung: **Physonectae**, Hkl.

(Synonym: *Physophoridae*, Esch. [s. restr.], *Physophorae*, Gldf., *Agalmariae*, Hkl.)

Siphonanthen mit einer einfachen Pneumatophore, ohne Aurophore, und mit mehreren Schwimmglocken (die bei einzelnen Gruppen durch Deckstücke vertreten sind). Siphosoma stets mit Palponen.

10. Familie: **Circalidae***, Hkl.

Monogastrische Physonecten, deren Körper ein einziges Cormidium bildet. Nectosoma aus einer Pneumatophore und einem Kranze von Nectophoren zusammengesetzt. Siphosoma ein einziger großer Siphon, mit einem Tentakel, umgeben von einem Kranze von Palponen und Gonophoren. (*Stephalia* ähnlich, aber monogastrisch, und ohne Aurophore.)

36. Genus: *Circalia**, Hkl. Unter der großen Pneumatophore ein Kranz von Schwimmglocken, unter diesem ein Kranz von zahlreichen Palponen. Neben dem centralen großen Siphon eine männliche und eine weibliche Gonophoren-Traube. *C. stephanoma**, Hkl. (N. Atl.). *C. haplorrhiza*, Hkl. (= *Physophora alba*, Quoy?) (S. Atl.). *C. papillosa*, Hkl. (= *Agalma papillosum*, Fewk.?) (Tr. Atl.).

11. Familie: **Athoridae***, Hkl.

Monogastrische Physonecten, deren Körper ein einziges Cormidium bildet. Nectosoma aus einer Pneumatophore und einem Kranze von Bracteen zusammengesetzt. Siphosoma ein einziger

großer Siphon, mit einem Tentakel, umgeben von einem Kranze von Palponen und Gonophoren. (*Athorybia* und *Anthophysa* ähnlich, aber monogastrisch; andererseits ähnlich den sogenannten „*Athorybia-Larven*" — besser „*Athoria-Larven*" — der Agalmiden, aber mit entwickelten geschlechtsreifen Gonophoren.)

37. Genus: *Athoria**, Hkl. Deckstücke am Distal-Ende mit rudimentärem Schwimmsack (ähnlich *Rhodophysa*). *A. larvalis**, Hkl. (Ind.). *A. bractealis**, Hkl. (S. Pac.).

38. Genus: *Athoralia**, Hkl. Deckstücke ohne Schwimmsack-Rudiment (ähnlich *Athorybia*). *A. coronula**, Hkl. (Ind.).

12. Familie: **Apolemidae, Huxley.**

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem Nectosoma und langem, röhrenförmigem, mit Bracteen besetztem Siphosoma. Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt. Tentakeln einfach, ohne Beifäden. Pneumatophore einfach, mit freiem Luftsack, ohne Radial-Taschen.

39. Genus: *Dicymba**, Hkl. Nectosoma nur mit zwei großen gegenständigen Nectophoren, ohne Palponen. Jedes Cormidium nur mit einem Siphon. Cormen monoecisch. *D. diphyopsis**, Hkl. (Ind.).

40. Genus: *Apolemia,* Esch. Nectosoma mit mehreren, in zwei gegenständige Reihen gestellten Nectophoren, zwischen denen Palponen sitzen. Jedes Cormidium mit mehreren Siphonen. Cormen dioecisch. *A. uvaria,* Esch. (Med.). *A. uviformis,* Lsr. (N. Atl.). *A. dubia,* Bdt. (Tr. Pac.).

13. Familie: **Agalmidae, Bdt.**

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem Nectosoma und langem, röhrenförmigem, mit Bracteen bedecktem Siphosoma. Cormidien bald ordinat, bald dissolut. Tentakeln zusammengesetzt, mit einer Reihe von Beifäden. Pneumatophore mit einem Kranze von Radial-Taschen (meistens acht).

13A. I. Subfamilie: **Crystallodinae,** Hkl.

Stamm starr, nicht contractil, weil das Siphosoma dicht bedeckt ist mit dicken, keilförmigen oder prismatischen, schuppenartig sich deckenden Bracteen.

41. Genus: *Stephanomia,* Per. Stamm starr, nicht contractil, dicht bedeckt mit dicken, keilförmigen Bracteen. Cormidien ordinat, in einer geraden Ventral-Reihe, durch regelmäßige Inter-

nodien getrennt. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *S. amphitrites,* Per. (Tr. Pac.). *S. nereidum**, Hkl. (Ind.).

42. Genus: *Crystallodes,* Hkl. Stamm und Cormidien wie bei *Stephanomia.* Nesselknöpfig dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. rigida*, Hkl. (N. Atl.). *C. Mertensii,* Bdt. (N. Pac.). *C. imbricata,* Quoy (S. Pac.). *C. vitrea**, Hkl. (Ind.).

43. Genus: *Phyllophysa*, Ag. Stamm starr, wie bei *Stephanomia.* Cormidien dissolut, Personen in aufgelöster Spirale. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *P. foliacea,* Ag. (Tr. Pac.). *P. squamacea**, Hkl. (S. Pac.).

44. Genus: *Agalma,* Esch. Stamm und Cormidien wie bei *Phyllophysa.* Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. Okenii,* Esch. (N. Pac.). *A. polygonata,* Dana (N. Pac.). *A. clavatum,* Leuck. (Med.).

13B. II. Subfamilie: **Anthemodinae,** Hkl.

Stamm sehr beweglich und contractil, weil das Siphosoma locker bedeckt ist mit dünnen, blattförmigen Deckstücken.

45. Genus: *Anthemodes,* Hkl. Stamm sehr beweglich und contractil, mit dünnen, blattförmigen Bracteen bedeckt. Cormidien ordinat, in einer Spiral-Reihe, durch gleiche Internodien getrennt. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *A. canariensis,* Hkl. (N. Atl.). *A. ordinata*,* Hkl. (Tr. Atl.). *A. picta,* Mtsch. (Med.).

46. Genus: *Cuneolaria,* Eysh. Stamm und Cormidien wie bei *Anthemodes.* Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. incisa*, Eysenh. (Tr. Pac.). *C. elegans* (= *Agalma elegans,* Fewk.) (N. Atl.).

47. Genus: *Halistemma,* Hxly. Stamm wie bei *Anthemodes.* Cormidien dissolut, ohne Internodien. Personen in aufgelöster Spirale. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *H. rubrum,* Hxly. (Med.). *H. tergestinum,* Claus (Med.). *H. fragile,* Fwk. (N. Atl.). *H. carum* (= *Nanomia cara,* Ag.) (N. Atl.).

48. Genus: *Agalmopsis,* Sars. Stamm und Cormidien wie bei *Halistemma.* Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. Sarsii,* Köll. (Med.). *A. elegans,* Sars (N. Atl.). *A. dissoluta*,* Hkl. (Tr. Atl.).

49. Genus: *Lychnagalma*,* Hkl. Stamm und Cormidien wie bei *Halistemma.* Nesselknöpfe mit einer großen Endblase, die von acht Fäden kranzförmig umgeben ist. *L. vesicularia*,* Hkl. (N. Atl.). *L. utricularia,* Claus (Med.).

14. Familie: **Nectalidae**, Hkl.

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem oder vierzeiligem Nectosoma, (Schwimmglocken gegenständig oder kreuzständig). Stamm des Siphosoma verkürzt und in Gestalt einer flachen Spiral-Blase horizontal gewunden. Am Außenrande dieser Blase ein Kranz von großen Deckstücken, nach innen davon ein Kranz von Palponen; im Centrum die Siphonen und Gonophoren (Nectosoma wie bei den *Agalmiden*, Siphosoma wie bei den *Anthophysiden* oder *Athorybiden*).

50. Genus: *Nectalia**, Hkl. Nectosoma zweizeilig. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *N. loligo** (N. Atl.).

51. Genus: *Sphyrophysa,* Ag. Nectosoma vierzeilig (?). Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *S. intermedia,* Ag. (= *Physophora intermedia,* Quoy) (T. Atl.). *S. brevis*, Ag. (= *Agalma breve,* Hxly.), (N. Atl.).

15. Familie: **Discolabidae**, Hkl. (= *Physophoridae mult. aut.*)

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem oder vierzeiligem Nectosoma. (Schwimmglocken gegenständig oder kreuzständig.) Stamm des Siphosoma ohne Bracteen, verkürzt und in Gestalt einer Spiral-Blase gewunden. Am Außenrande der Blase ein Kranz von großen Palponen, nach innen davon die Siphonen und Gonophoren, regelmäßig in Cormidien geordnet (in jedem Cormidium ein Siphon nebst Tentakel, eine Androphoren-Traube, eine Gynophoren-Traube und nach außen ein oder zwei Palponen). Die Bezeichnung *Physophoridae* ist unbrauchbar geworden, da sie in vier verschiedenen Bedeutungen verwendet wird.

52. Genus: *Physophora,* Forsk. Nectosoma zweizeilig. Palponen-Kranz doppelt, mit Palpakeln. Gonostyle ohne langen Endfaden. *P. hydrostatica,* Forsk. (Med.). *P. magnifica,* Hkl. (Tr. Atl.). *F. borealis,* Sars (N. Atl.).

53. Genus: *Stephanospira,* Ggbr. Nectosoma zweizeilig. Palponen-Kranz einfach, ohne Palpakeln. Gonostyle in einen palpakelähnlichen langen Endfaden ausgezogen. *S. insignis*, Ggbr. (T. Atl.). *S. corona**, Hkl. (N. Atl.). *S. myzonema,* Per. (S. Atl.).

54. Genus: *Discolabe*, Esch. Nectosoma vierzeilig. Palponen-Kranz einfach, mit Palpakeln. Gonostyle ohne Endfaden. *D. mediterranea*, Esch. (= *Physophora tetrasticha* Phil.) (Med.). *D. tetrasticha**, Hkl. (N. Atl.).

16. Familie: **Forskalidae** *, Hkl.

Polygastrische Physonecten mit zapfenförmigem, vielzeiligem Nectosoma, dessen Schwimmglocken in mehrfachen Spiral-Reihen den Stamm umgeben. Siphosoma langgestreckt, röhrenförmig, mit Bracteen besetzt. Siphonen auf langen Stielen.

55. Genus: *Strobalia**, Hkl. Cormidien ordinat, durch freie, nur mit Bracteen besetzte Internodien getrennt; jeder Stammknoten mit einem gestielten Siphon nebst Tentakel, mehreren Palponen und einem Paar diclinen Geschlechtstrauben. *S. cupola**, Hkl. (Ind.). *S. conifera**, Hkl. (S. Pac.).

56. Genus: *Forskalia,* Köll. Cormidien dissolut, die gestielten Siphonen mit den monoclinen Geschlechtstrauben am Stamm alternirend. Siphonen mit Leberstreifen, ohne Seitenflügel. *F. contorta,* Leuck. (Med.). *F. Edwardsii,* Köll. (Med.). *F. tholoides**, Hkl. (N. Atl.). *F. atlantica,* Fewk. (Tr. Atl.).

57. Genus: *Bathyphysa*, Stud. Cormidien dissolut, wie bei *Forskalia;* aber die gestielten Siphonen zweiflügelig, mit Magenzotten, ohne Leberstreifen. *B. abyssorum,* Stud. (Pac.). *B. gigantea**, Hkl. (S. Atl.). *B. grandis* (= *Pterophysa grandis,* Fewk.) (N. Atl.).

17. Familie: **Anthophysidae**, Bdt. (= *Athorybidae,* Hxly.).

Polygastrische Physonecten ohne Nectophoren, statt deren mit einem einfachen oder mehrfachen Kranze von Bracteen, welche aus modificirten Nectophoren (durch Rückbildung des Schwimmsackes) entstanden sind. Siphosoma sehr verkürzt; Personen-Gruppen in einer subhorizontalen Spirale zusammengedrängt.

58. Genus: *Rhodophysa,* Blv. (s. r.). Bracteen am Distal-Ende mit rudimentärem Schwimmsack. Nesselknöpfe einfach, mit freiem Spiralband und einfachem Endfaden. *R. corona**, Hkl. (Ind.).

59. Genus: *Melophysa**, Hkl. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe einfach, mit freiem Spiralband und einfachem Endfaden. *M. melo* (= *Rhizophysa melo*, Quoy) (Med).

60. Genus: *Athorybia,* Esch. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. rosacea,* Esch. (Med.). *A. heliantha*, Esch. (N. Atl.). *A. ocellata**, Hkl. (N. Atl.).

61. Genus: *Anthophysa,* Mert. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe von zwei verschiedenen Formen, die einen gleich denen von *Athorybia*, die anderen ebenfalls dreispaltig, aber

außerdem mit zwei handförmigen Anhängen. *A. rosea,* Mert. (N. Pac.). *A. formosa,* Fwk. (N. Atl.).

Vierte Ordnung: **Auronectae** *, Hkl.

Siphonanthen mit einer großen Pneumatophore, unterhalb welcher ein Kranz von Schwimmglocken steht, und in der dorsalen Mittellinie des letzteren eine große medusoide Gasdrüse (Aurophore). Die Subumbrella der Aurophore bildet einen musculösen Luftgang, von radialen Drüsen-Kammern umgeben. Siphosoma verkürzt und verdickt, eiförmig oder sphäroidal; die knorpelharte Gallertmasse des dicken Stammes von einem dichten Canalnetz durchzogen (wie bei *Alcyonium*); an seiner Oberfläche dicht gedrängt zahlreiche Kränze von Cormidien, deren jedes einen Siphon nebst Tentakel, sowie einen oder mehrere Gonostyle mit traubenförmigen monoklinen Aesten trägt. (Tiefsee-Bewohner.)

18. Familie: **Rhodalidae** *, Hkl.

(Charactere der Auronecten-Ordnung.)

18A. I. Subfamilie: **Stephalidae** *, Hkl.

Siphosoma mit einem centralen Axencanal, der sich unten durch einen Mund öffnet. (Tentakeln einfach, ohne Beifäden.)

62. Genus: *Stephalia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren einfach. Tentakeln einfach, ohne Beifäden. *S. corona* *, Hkl. (N. Atl.).

18B. II. Subfamilie: **Auralidae** *, Hkl.

Siphosoma ohne durchgehenden centralen Axencanal. (Tentakeln zusammengesetzt, mit einer Reihe von Beifäden.)

63. Genus: *Auralia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren einfach. Siphosoma ohne centralen Axencanal, aber mit einer weiten, kugeligen Centralhöhle. Tentakeln mit Beifäden, deren jeder eine Nessel-Spirale mit einfachem Endfaden trägt (wie bei *Forskalia*). (Vielleicht gehört hierher *Angelopsis globosa,* Fewkes, 1886?) *A. profunda* *, Hkl. (Tr. Atl.).

64. Genus: *Rhodalia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren mehrfach. Siphosoma ohne Axencanal und ohne Centralhöhle, mit gleichmäßig dichtem Canal-Netz. Tentakeln wie bei *Auralia*. *R. miranda* *, Hkl. (S. Atl.). (Durchmesser des ganzen Körpers 4—6 Centimeter, der Pneumatophore 1—2 Centimeter.)

Fünfte Ordnung: **Cystonectae,** Hkl.

(Synonym: *Physaliae,* Cuv. *Pneumatophoridae,* Chun. *Physalariae,* Hkl.)

Siphonanthen mit einer großen Pneumatophore, die sich durch ein apicales Stigma öffnet, ohne Aurophore. Schwimmglocken und Deckstücke fehlen stets.

19. Familie: **Cystalidae*, Hkl.**

Monogastrische Cystonecten, mit einem einzigen centralen Siphon an der Basis einer großen, eiförmigen Pneumatophore, deren Gipfel sich durch einen Porus öffnet. An der Basis des centralen Siphon befindet sich ein einziger großer Tentakel, ein Kranz von Palponen und eine oder mehrere Geschlechtstrauben.

65. Genus: *Cystalia**, Hkl. An der Ventral-Seite des Siphon sitzt unter dem Palponen-Kranz eine einzige monoclinische Geschlechtstraube, gegenüber an der Dorsal-Seite ein großer Tentakel, mit einer Reihe von einfachen Beifäden besetzt. *C. larvalis**, Hkl. (Ind.). *C. Challengeri**, Hkl. (S. Pac.). Tiefsee-Bewohner.

20. Familie: **Rhizophysidae,** Bdt.

Polygastrische Cystonecten mit langem röhrenförmigen Stamm, dessen Spitze eine freie, mäßig große Pneumatophore trägt (ausgezeichnet durch Büschel von blasenförmigen Riesenzellen im Luftsack). An jedem Metamer oder Stammknoten ein einziger Siphon nebst Tentakel. Palponen fehlen.

20A. I. Subfamilie: **Cannophysidae***, Hkl.

Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt. An jedem Stammknoten ist ein Siphon mit einer monoclinen Geschlechtstraube verbunden.

66. Genus: *Aurophysa**, Hkl. Cormidien ordinat, mit jedem einzelnen Siphon eine Geschlechtstraube verbunden. Beifäden der Tentakeln einfach. *A. ordinata**, Hkl. (Ind.). *A. inermis,* Hkl. (= *Rhizophysa inermis,* Stud.) (Ind.).

67. Genus: *Cannophysa**, Hkl. Cormidien ordinat wie bei *Aurophysa.* Beifäden der Tentakeln dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. gracilis,* Hkl. (= *Rhizophysa gracilis,* Fewk.) (N. Atl.). *C. Murrayana**, Hkl. (Tr. Atl.).

20B. Zweite Subfamilie: **Linophysidae***, Hkl.

Cormidien dissolut; Siphonen von den Geschlechtstrauben getrennt, gewöhnlich beide regelmäßig alternirend.

68. Genus: *Linophysa**, Hkl. Cormidien dissolut; die Siphonen von den Geschlechtstrauben getrennt (gewöhnlich alternirend). Tentakeln einfach, ohne Beifäden. (Tiefsee-Form.) *L. conifera* (= *Rhizophysa conifera*, Stud.). (Atl.).

69. Genus: *Nectophysa**, Hkl. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln einfach. *N. Eysenhardtii*, Ggbr. (N. Atl.). *N. Wyvillei**, Hkl. (Tr. Atl.).

70. Genus: *Pneumophysa**, Hkl. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *P. Mertensii*, Hkl. (= *Epibulia Mertensii*) Bdt. (Tr. Pac.). *P. Gegenbauri**, Hkl. (Ind.).

71. Genus: *Rhizophysa*, Per. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln von zwei oder drei verschiedenen Arten, die Mehrzahl dreispaltig, wie bei *Pneumophysa*, dazwischen breite handförmige Anhänge mit einem Ocellus. *R. filiformis*, Lam. (Med.). *R. planostoma*, Per. (Atl.).

21. Familie: **Salacidae***, Hkl.

Polygastrische Cystonecten mit langem röhrenförmigen Stamm, dessen Spitze eine freie Pneumatophore von mäßiger Größe trägt. Vom Lufttrichter wachsen, wie bei *Rhizophysa*, acht radiale Gruppen von exodermalen Riesenzellen in den weiten Luftsack hinein, überzogen von flimmerndem Entoderm-Epithel. An jedem Metamer des Stammes eine traubenförmige Gruppe von mehreren Siphonen und Tentakeln. (Diese interessante Gruppe bildet den directen Übergang von den Rhizophysiden zu den Physaliden. Für die einzige bekannte Gattung benutze ich den alten Namen *Salacia*, womit Linné schon 1756 die *Physalia* belegte. Sie kann einer *Apolemia* verglichen werden, welche Nectophoren und Bracteen verloren hat. Tiefsee-Bewohner.

72. Genus: *Salacia**, L. (s. m.) Cormidien ordinat, durch weite freie Internodien getrennt. In jedem Cormidium mehrere Siphonen und Geschlechtstrauben vereinigt. *S. uvaria*, Hkl. (= *Rhizophysa uvaria*, Fewk.) (N. Atl.). *Salacia polygastrica**, Hkl. (Tr. Atl.).

22. Familie: **Physalidae**, Bdt.

Polygastrische Cystonecten mit verkürztem Stamm, welcher durch Hineinwachsen der hypertrophischen Pneumatophore zu einer mächtigen lufthaltigen Blase ausgedehnt ist. An der Unterseite der Blase sitzen in der ventralen Mittellinie des Stammes große und kleine Siphonen mit Tentakeln, Palponen und Gonophoren.

73. Genus: *Arethusa,* Brn. Pneumatophore groß, eiförmig, mit wenig geneigter, fast verticaler Hauptaxe; Stigma am oberen Pole. Stamm unterhalb derselben sehr verkürzt, in Gestalt einer flachen Spiralblase angeschwollen, die mit einem Kranze von Palponen umgeben ist; innerhalb dieses Kranzes eine Gruppe von Siphonen und Tentakeln, zwischen denen Geschlechtstrauben herabhängen (ähnlich einer *Athorybia* ohne Deckstücke). Tentakeln mit einfachen Beifäden. *A. erythrophysa,* Hkl. (= *Epibulia erythrophysa,* Br. (N. Pac.). *A. brachysoma**, Hkl. (Ind.). *A. Chamissonis*, Hkl. (= *Rhizophysa Chamissonis,* Eysh.) (Tr. Pac.).

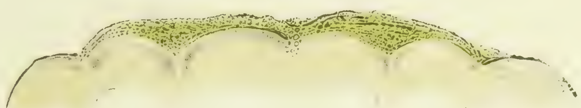
74. Genus: *Alophota,* Bdt. Pneumatophore sehr groß, eiförmig, ohne Rückenkamm, mit stark geneigter, fast horizontaler Hauptaxe; Stigma am vorderen Pole. Stamm unterhalb derselben sehr verkürzt, scheibenartig verdickt, ohne Palponen-Kranz; in seiner ventralen Mittellinie große und kleine Siphonen; Tentakeln einfach ohne Beifäden. *A. Olfersii,* Bdt. (Tr. Atl.). *A. Giltschii**, Hkl. (N. Atl.). *A. Challengeri**, Hkl. (S. Atl.).

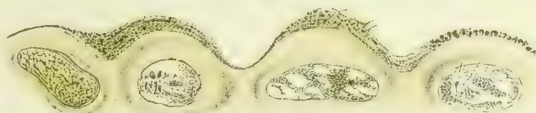
75. Genus: *Physalia,* Lmk. Pneumatophore wie bei *Alophota*, aber in der dorsalen Mittellinie ein großer Rückenkamm, welcher durch Septen in lufthaltige Kammern getheilt ist. Stamm wie bei *Alophota. P. caravella,* Esch. (Atl.). *P. pelagica*, Osb. (Ind.). *P. utriculus,* Lmk. (Pac.).

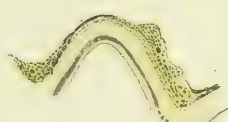
Jena, im November 1887.

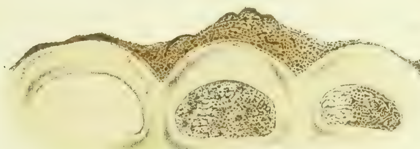

Fig. 1.

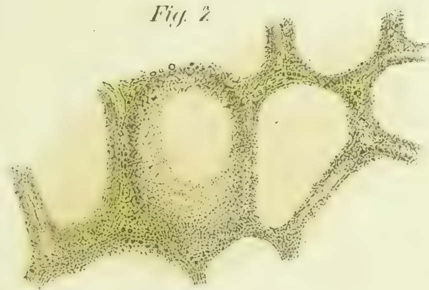

Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 2.


Fig. 6.


Fig. 7.

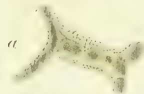


Fig. 9.






Fig. 8a.


Fig. 8b.

Gustav Fischer

Fig. 1ª



Fig. 5.

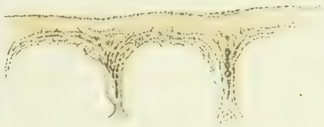


Fig. 6.

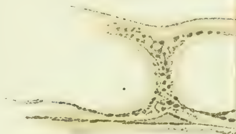


Fig. 10.



Fig. 7.

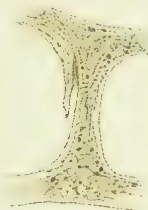


Fig. 15.

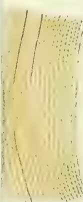
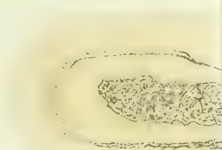


Fig. 16.



Fig. 17.



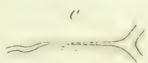




Fig. 1



Fig. 1a



Fig. 1b



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

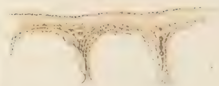


Fig. 6.

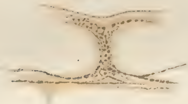


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 7.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

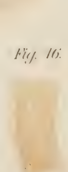


Fig. 17.

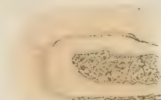


Fig. 19.

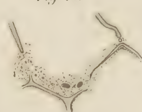


Fig. 20.

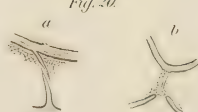


Fig. 21.

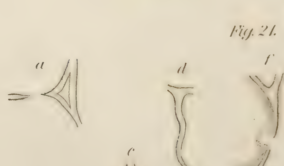


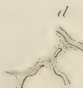
Fig. 18.



c



d



e



b



c



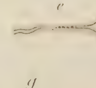
d



f



e



g



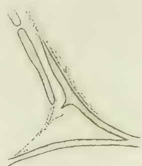
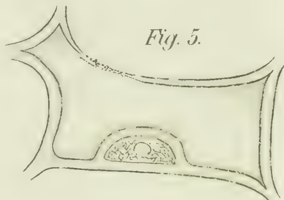
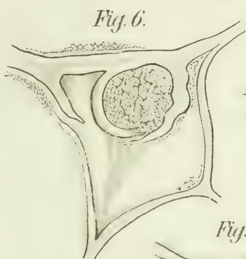

Fig. 1.

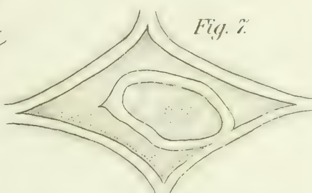

Fig. 2.


Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 6.


Fig. 7.

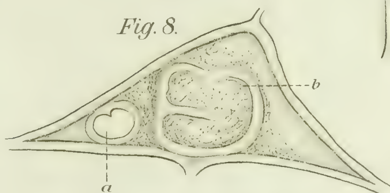


Fig. 8.

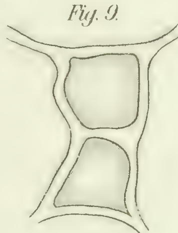
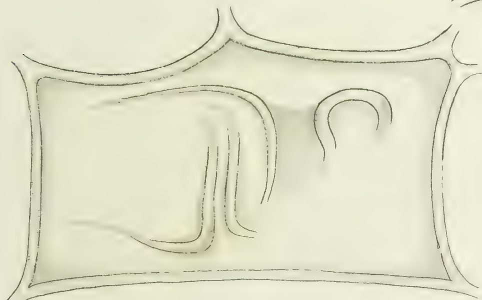

Fig. 9.


Fig. 10.


Fig. 11.

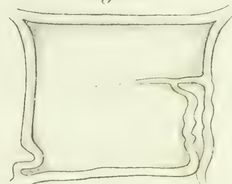

Fig. 12.


Fig. 13.


Fig. 14.

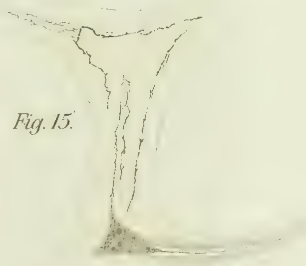
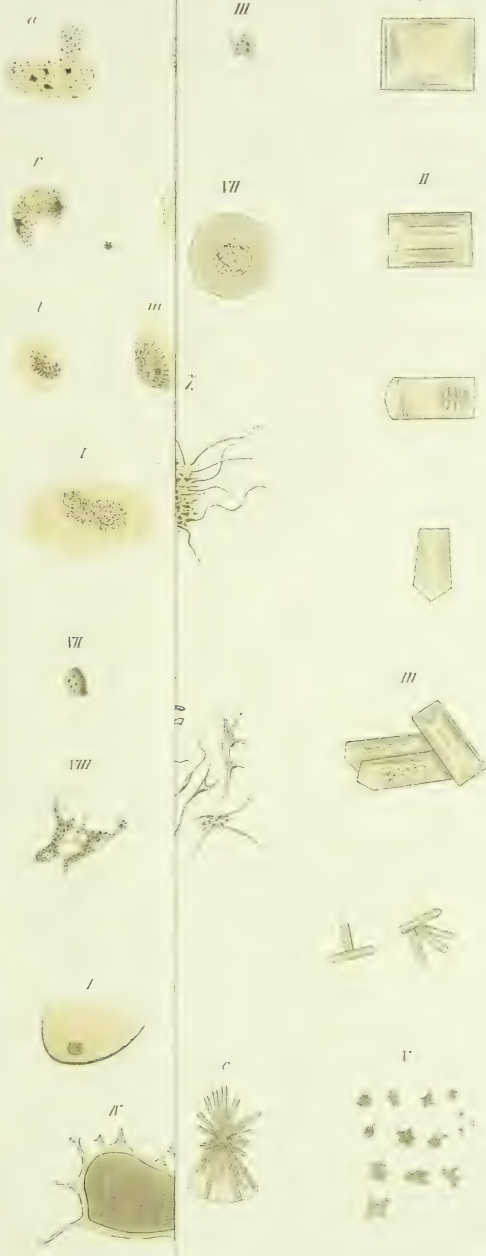
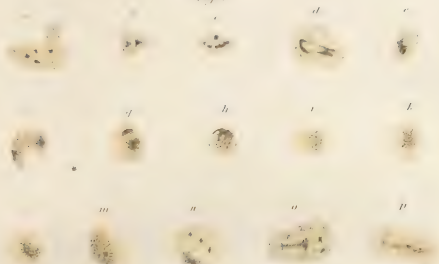
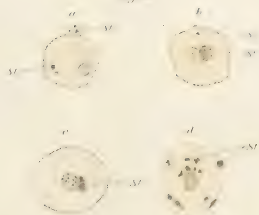

Fig. 15.


Fig. 16.

Verlag von Gustav Fischer in Jena


Fig. 8.
a
III
I
r
VII
II
l
m
I
VII
III
VIII
I
c
V
IV







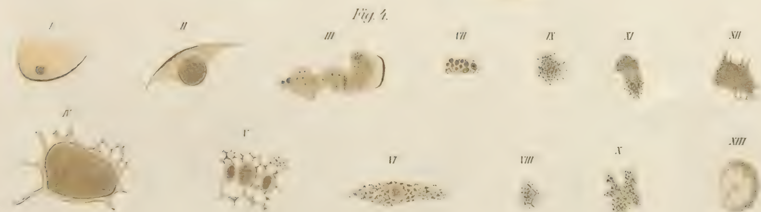
















stav Fischer

Fig. 1.

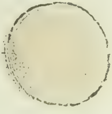


Fig. 7.

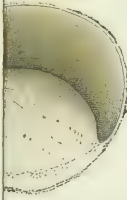


Fig. 8.



Fig. 9.

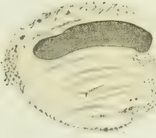


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig

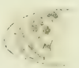
a.



a



e



i



Fig. 23.

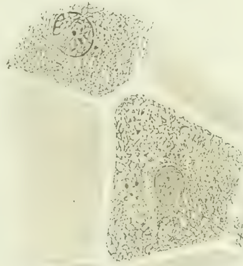


Fig. 26.



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

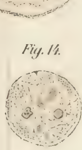
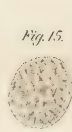
Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.
a

b

Fig. 17.

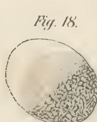
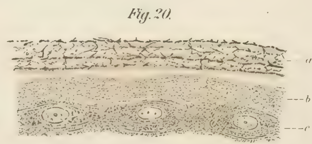
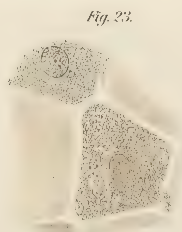
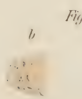
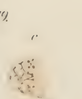
Fig. 18.

Fig. 20.


Fig. 23.

Fig. 19.
b


c

d

f

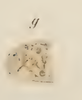
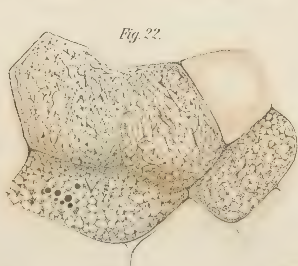
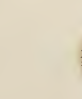

g

h

Fig. 22.

Fig. 21.


k


l


Fig. 25.
a

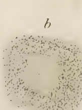
b

Fig. 24.

Fig. 26.


Gustav Fischer

Über Beschaffenheit und Umwandlungen der Membran, des Protoplasma und des Kerns von Pflanzenzellen

von

Prof. C. **Frommann.**

Hierzu Tafel I—V.

I. Über einige Strukturverhältnisse in den Membranen der Blattepidermis von Dracaena Draco und Euphorbia Cyparissias.

Bei Verfolgung der Beziehungen zwischen wandständigem Protoplasma und den Membranen von Epidermiszellen hatte ich festgestellt [1]), daß Protoplamasfäden nicht bloß mit den Membranen verschmelzen, sondern auch in dieselben eindringen, in ihnen sich noch eine Strecke weit verfolgen lassen, daß ferner eingeschlossen in die Membranen oder in die Cuticula sowohl Körper vorkommen, die nach Form, Färbung, Größe und nach ihrer morphologischen Beschaffenheit Chlorophyllkörpern gleichen, als anscheinend unveränderte Netzstreifen und Netzlamellen wie solche, deren Fäden und Knotenpunkte etwas derber und glänzender sind als die des intracellularen Protoplasmas. Weitere Beobachtungen zeigten dann, daß die jüngsten Membranlamellen aus wandständigen Netzlamellen hervorgehen, daß mithin das Dickenwachstum der Membranen durch Apposition erfolgt.

In seinem Buch über den Bau und das Wachstum der Zellhäute giebt Strasburger an (S. 75), daß er sich darüber Rechenschaft zu geben versucht habe, was ich als zum Theil mit dem Protoplasmanetz des Zellinnern zusammenhängende Fäden, Körnchen und Netze im Innern der Membranen beschrieben habe, und macht über seine Befunde die folgenden Angaben:

---

1) Sitzungsberichte der Jen. Gesellsch. für Med. und Naturwissensch. v. 21. Febr. 1879; Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen. Jena 1880.

„Zarte Querschnitte durch die Blätter (Dracaena Draco) lehren, daß die äußeren, cutikularisierten Schichtenteile der Außenwand von Epidermiszellen mit feiner, unregelmäßiger Zähnelung in die nicht cutikularisierten, inneren Membranenschichten eingreifen. Es ist dies das nämliche Verhalten, welches neuerdings von De Bary als allgemein verbreitet geschildert wurde (Anatomie der Vegetationsorgane, p. 83, Fig. 25, p. 82). Die feinen Vorsprünge präsentieren sich in Flächenansicht der Epidermiszellen als unregelmäßige Körner oder kleine gekrümmte, mannigfaltig in einander greifende Stäbchen.

An die cutikularisierte Schicht grenzt nach innen die annähernd gleichmäßig um die ganze Zelle laufende, nicht cutikularisierte.

Gegen die Ränder der Blätter hin, wo die Zellen stärker verdickt sind, setzt sich eine cutikularisierte Leiste in die Querwände fort, an anderen Orten hören die Cutikularschichten über den Querwänden auf. Ist der Schnitt rechtwinklig zur Längsaxe des Blattes geführt worden, so sieht man vorwiegend nur dünne Querwände. Die Ursache dieser Erscheinung läßt sich an Flächenansichten leicht ermitteln, da constatiert man nämlich, daß die langgestreckten Epidermiszellen nachträglich durch viele sekundäre, dünn gebliebene Querwände gefächert worden sind. Die Mittellamellen der stark verdickten Querwand erscheinen körnig, besonders auffällig dann, wenn sich die Cutikularschichten der Außenwand in die Querwand fortsetzen.“

Es läßt sich leicht nachweisen, daß diese Angaben Strasburger's nicht bloß unvollständig, sondern zum Teil auch unrichtig sind und daß ihre Deutung eine irrige ist.

Die Außenwand der Epidermiszellen der Blätter von Dracaena Draco besteht, abgesehen von der Cuticula, aus drei Schichten: einer äußeren, homogenen, cutikularisierten, einer mittleren, feinkörnig-kurzfädigen, resp. genetzten und aus den Spezial-lamellen.

Bei Flächenansichten der feinkörnig-kurzfädigen Schicht (Taf. II, Fig. 2) erscheinen bei Anwendung einer 1300-fachen Vergrößerung die etwas glänzenden, mehr oder weniger dichtgestellten Körnchen zum großen Teil als die Vereinigungspunkte von 2—4 feinen, blassen und meist sehr kurzen Fäden und hängen durch die letzteren vielfach untereinander zusammen. Es entsteht auf diese Weise ein sehr zartes, in eine schwachbrechende Grundsubstanz eingebettetes fädiges Gerüst, welches Körnchen (Fadenquerschnitte) in wechselnder Zahl und neben den-

selben durch Knotenpunkte verbundene Fäden einschließt, hie und da aber ein netzförmiges Gefüge besitzt mit geschlossenen, sehr engen, runden, ovalen oder eckigen Maschen. Nach Feinheit der Körnchen und Fäden wie nach der Art ihrer Verbindung gleichen die durch sie gebildeten Strukturen vollkommen protoplasmatischen Fadenwerken und Fadennetzen und schließen ebenso wie diese häufig vereinzelte längere glatte oder gekörnte Fäden, kleine mattglänzende homogene Körner und knotige oder strangförmige Bildungen ein, die zum Teil gleichfalls durch stielartige oder zackige Fortsätze mit den Netzen der Umgebung zusammenhängen. (An Schnitten, die in absolutem Alkohol gekocht oder mit dem letzteren und mit Terpentinöl behandelt worden sind, tritt die körnigfädige oder netzförmige Struktur in der gleichen Weise hervor, wie an frisch, in indifferenten Flüssigkeiten untersuchten; es kann mithin gar keine Rede davon sein, daß es sich, wie Gardiner vermutete, um eine Einlagerung von Wachsteilen handele).

Durchschnitte zeigen, daß die Dicke der körnig-fädigen Schicht meist geringer ist als die der beiden anderen Schichten, stellenweise erreicht oder übertrifft dagegen ihre Dicke die der letzteren. Sie zeigt wie bei Flächenansichten auf den ersten Blick ein mehr oder weniger dicht- und feinkörniges Aussehen, erscheint als körniger, zwischen die cutikularisierte Schicht und die Speziallamellen eingeschobener Streif, an hinlänglich dünnen Schnitten treten dagegen auch hier Fäden zwischen den Körnchen hervor, welche die letzteren zum Teil untereinander verbinden, dem Schnittrand parallel oder quer oder schräg zu demselben gerichtet sind. Von der cutikularisirten Schicht erscheint die körnigfädige meist ziemlich scharf durch eine fortlaufende Reihe von Körnchen (Fadenknotenpunkte oder Durchschnitte) und durch einzelne kurze, zwischen die Körnchen eingeschaltete oder sie verbindende Fäden abgegrenzt; bei etwas genauerer Betrachtung überzeugt man sich dagegen, daß vielfach die Abgrenzung keine so scharfe ist, als es zunächst scheint, indem einzelne Körnchen in die cutikularisierte Schicht vorspringen und einzelne kurze Fäden in dieselbe eindringen (Fig. 4 und 5).

Die Körnchen und Fäden zeigen Verschiedenheiten rücksichtlich ihrer größeren oder geringeren Feinheit, ihres stärkeren oder schwächeren Glanzes, außerdem aber besitzt die die Lücken zwischen ihnen erfüllende Substanz eine an verschiedenen Stellen wechselnde Dichte, ist bald sehr hell und schwach brechend, so daß die Körnchen und Fäden scharf umschrieben vortreten, bald stärker brechend,

so daß die letzteren auch an sehr dünnen Schnitten nur undeutlich unterschieden werden können.

Durch Chlorzinkjod wird bald nur die äußere homogene Schicht gebräunt, bald auch die körnig-fädige.

Nach den Angaben Strasburger's sollen sich zahnartige Fortsätze der cutikularisierten Schicht in die untere, nicht cutikularisierte Schicht einsenken. Derartige Fortsätze, die von der cutikularisierten Schicht abtreten müßten, wie die Zinken eines Kamms, existieren hier nicht, wohl aber dringen einzelne der Fäden der körnig-fädigen Schicht wie in die Substanz der cutikularisierten Schicht, so auch in die der Speziallamellen. Die kleinen „gekrümmten, mannigfaltig ineinander greifenden Stäbchen", die Strasburger bei der Flächenansicht gesehen hat, gehören nicht Prominenzen der cutikularisierten Schicht an, sondern sind Teile der körnig-fädigen Schicht, die Strasburger als besondere Membranschicht überhaupt nicht erkannt hat.

Sowohl die cutikularisierte als die körnig-fädige Schicht entsenden Fortsätze in die Seiten- und Querwände; die Fortsätze der ersteren werden von denen der letzteren umscheidet. In die Abgangsstelle der (senkrecht zum queren Durchmesser des Blatts gestellten) Seitenwandungen senkt sich ein leistenartiger, mehr oder weniger tief eingreifender, im Durchschnitt zapfenförmiger Fortsatz der cutikularisierten Schicht, über die Abgangsstellen der primären, dicken Querwände zieht dagegen öfter die cutikularisierte Schicht hinweg, ohne einen blattförmigen Fortsatz in sie eintreten zu lassen. Die Fortsätze der feinkörnig-fädigen Schicht umschließen mitunter bloß die der cutikularisierten Schicht, sehr häufig dringen sie aber in die Seiten- und Querwände weiter vor oder durchsetzen dieselben in ihrer ganzen Ausdehnung entweder in Form einer einzigen mittleren Lamelle (Fig. 6) oder als 2 ziemlich parallele und sehr schmale Lamellen, was Strasburger ebenfalls ganz übersehen hat; gleichzeitig werden häufig die Fäden und ihre Knotenpunkte derber und die letzteren rücken weiter auseinander. Wenn die körnig-fädige Schicht schon im Anfangsteil der Seitenwandungen endigt, werden die letzteren häufig in ihrer übrigen Ausdehnung von einzelnen derberen, senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Fäden durchzogen, andere Male von einer kontinuierlichen, glänzenden Mittellamelle.

Die Speziallamellen sind homogen, tragen aber längs ihrer inneren Begrenzung mitunter einen Besatz von einzelnen, frei in die Zelllichtung einragenden, zackigen oder fädigen Fortsätzen,

andere Male treten von ihnen Stränge ab, die sich unmittelbar in solche des Protoplasma fortsetzen, oder es dringen Fäden wandständigen Protoplasmas in das Innere der Speziallamellen ein, werden in denselben undeutlich und schwinden oder laufen in vereinzelt eingelagerte Körnchen aus.

Ziemlich häufig zeigen aber die Außenwandungen oder auch die Quer- und Seitenwände ein von dem geschilderten abweichendes Verhalten.

Die Speziallamellen lassen dann in einem größeren oder geringeren Teil ihres Umfangs, namentlich entlang der Außenwände, ebenfalls eine körnig-fädige oder netzförmige Struktur erkennen, mitunter unter Vorherrschen einer bestimmten Fadenrichtung, so daß an Durchschnitten eine Strichelung durch nahezu parallele, zum Teil gekörnte, ziemlich dicht gestellte und senkrecht oder schräg zum Kontur der Außenwand verlaufende Fäden vertritt. Die Fadenstruktur ist entweder sehr blaß, nur wenig stärker brechend als die Zwischensubstanz, oder sie besitzt das gleiche stärkere Brechungsvermögen wie in der mittleren, überliegenden Schicht und verschmilzt in diesem Fall mit der letzteren zu einer einzigen, relativ dicken, nach innen unmittelbar die Zelllichtung begrenzenden Schicht, von der häufig, wie auch von den homogenen Speziallamellen, einzelne Fäden wie kleine Reihen derselben sich ablösen und frei in die Zelllichtung einragen (Fig. 3, 4, 5).

Mitunter ist aber auch an den primären Quer- und Seitenwandungen eine Zusammensetzung aus mittleren, mit der cutikularisierten und der körnig-fädigen Schicht der Außenwand zusammenhängenden Lamellen und aus Speziallamellen nicht nachzuweisen. Sowohl die den ersteren als die den letzteren entsprechenden Membranabschnitte besitzen das gleiche Gefüge und die Wandungen bestehen in ihrer ganzen Dicke aus einem fädigen Gerüst und aus der in den Maschen desselben enthaltenen, bald nur schwach, bald stärker brechenden Substanz (Fig. 3—5 u. Fig. 7); häufig schließt dabei das Fadengerüst eine Anzahl derberer, stärker glänzender, in Fortsätze auslaufender knoten- oder strangförmiger Bildungen ein (Fig. 3). Seiten- und Querwände werden dann nicht durch eine besondere kontinuierliche, wenn auch sehr dünne Speziallamelle begrenzt, sondern überall durch Teile des Gerüsts und dem entsprechend durch einen fädigen oder körnig-fädigen, durch kleinere oder größere Lücken unterbrochenen Kontour. Hie und da treten von dem Ge-

rüst der Wandung einzelne feinere oder derbere fädige oder strangförmige Fortsätze ab und ragen frei in den Zellraum ein. An Stellen, wo sich fädiges, wandständiges Protoplasma findet, ist es oft ganz unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen den Formelementen des letzteren und denen der Wandung zu ziehen, wenn die beiderlei Fadengerüste nach ihrer morphologischen Beschaffenheit und nach dem Brechungsvermögen ihrer Teile sich gleichen und im Protoplasma wurzelnde Fäden und Stränge sich bis in das der Wandung zugehörige Fadengerüst verfolgen lassen.

Bei Flächenansichten treten an Quer- und Seitenwänden, soweit sie nicht homogen oder sehr fein und bloß granuliert sind, die gleichen Strukturen als Fortsetzung der körnig-fädigen Schicht auf wie an Durchschnitten, außerdem aber mitunter auch größere, spindel- oder plattenförmige, häufig durch zackige Fortsätze anastomosierende, meist homogene Gebilde (Fig. 8).

Die vorstehenden Mitteilungen lassen über die Struktur der bezüglichen Membranen, wie über ihre Beziehungen zum Protoplasma überhaupt keinen Zweifel bestehen, ergänzen und vervollständigen aber nur die früher gemachten, und wenn Strasburger in Betreff der letzteren sich Rechenschaft zu geben versuchte über das, was ich als zum Teil mit dem Protoplasmanetz des Zellinnern zusammenhängende Fäden, Körnchen und Netze im Innern der Membran beschrieben habe, so würde ihm dieser Versuch sehr erleichtert worden sein, wenn er auf die beigegebenen Abbildungen Rücksicht genommen hätte. So strahlen auf Fig. 25, Taf. I von den 2 der 4 abgebildeten Epidermiszellen von Dracaena cong. feine Fäden in ziemlich dichter Stellung in die Außenwand ein; auf Fig. 1, Taf. II (Aloe arboresc.) strahlen an der Uebergangsstelle von der Außen- in die Seitenwand von einer kleinen Netzschicht eine ganze Anzahl überaus feiner, zum Teil gekörnter Fäden in die Außenwand, zum Teil bis in ihre Mitte ein und in Fig. 2 ist im Durchschnitt eine schmale, überaus engmaschige, durch die Außenwand zweier Zellen der Blattepidermis von Aloe arbor. sich hinziehende Netzlamelle abgebildet. Ebenso lassen auf Fig. 3 die inselförmig in die Cuticula von Aloe arbor. eingestreuten Netzlamellen und die fein- und dichtkörnig-fädigen oder genetzten Abschnitte der Membranen der Epidermiszellen von Rhododendron auf Fig. 4—7 nicht den geringsten Zweifel über die morphologische Beschaffenheit der von mir beschriebenen Membranstrukturen und zeigen ohne weiteres, daß von zahnartigen Fortsätzen der cutikularisierten Schicht gar nicht die Rede sein kann, sondern daß es sich um neue, bis-

her ganz übersehene Strukturverhältnisse handelt, deren Bestehen STRASBURGER auch dann noch entgangen ist, als er ausdrücklich daraufhin die Membranen untersucht hat.

Schon das Eindringen von mitunter bis zur Cuticula zu verfolgenden Protoplasmafäden in die Membranen, wie die Befunde von in den letzteren eingeschlossenen Netzlamellen und Netzschichten, die den Protoplasmanetzen nicht bloß gleichen, sondern hie und da auch mit denselben zusammenhängen, mußten darauf hinweisen, daß die Membranen kein Ausscheidungsprodukt des Protoplasma, sondern aus einer Umwandlung der äußersten Schichten desselben hervorgegangen sind. Das Gleiche ergab sich aus den Befunden über knotige, balken- oder plattenförmige, in die Zelllichtung vorspringende, mit Fäden des angrenzenden Protoplasma vielfach zusammenhängende, häufig noch Körnchen und Fäden einschließende Verdickungen der Membran, aus dem Nachweis von körnig-fädigem oder genetztem Protoplasma in den Membranen in der Umgebung von Membranlücken und aus der Bildung neuer Membranlamellen aus wandständigen Protoplasmaschichten beim Dickenwachstum von Haarmembranen.

Im Umfang von größeren Membranlücken in den Quer- und und Seitenwänden der Epidermiszellen der Blätter von Rhododendron und Dracaena [1]) schärft sich häufig die Membran zu, und die Begrenzung der Lücke ist keine scharfe, indem die innerhalb der Lücke befindlichen Protoplasmanetze ganz allmählich und ohne alle scharfe Grenze in solche übergehen, welche in dem verdünnten Membranabschnitt enthalten sind; es treten in dem letzteren die Körnchen und Fäden der Netze um so weniger scharf und deutlich vor, je mehr die zwischen ihnen befindliche und anfangs schwach brechende Substanz an Dichte zunimmt, bis sie schließlich innerhalb der letzteren nicht mehr unterschieden werden können, die Membran im weiteren Umkreis der Lücke ein homogenes oder nur sehr undeutlich granuliertes Aussehen darbietet.

Der im oberen Teil der einfachen Haare von Urtica und Heliotrop enthaltene solide Kegel von neugebildeter Membransubstanz, sog. Callusmasse, schließt häufig kleine abgekapselte Höhlungen mit netzförmigem, durch Methylgrün und Jod sich lebhaft färbendem Protoplasma ein, dessen Fäden mit der Wand der Höhlung verschmelzen oder sich in die Substanz des Kegels hinein ver-

---

1) Beobachtungen etc. S. 10 u. 21.

folgen, streckenweise auch noch innerhalb des letzteren ihre netzförmigen Verbindungen erkennen lassen [1]). Mit Eintritt der Solidifizierung des die Höhlung erfüllenden Protoplasmas bleiben zwar die Netze zunächst noch sichtbar, verlieren aber ihre Tinktionsfähigkeit und werden zunehmend und in gleichem Maße undeutlicher, als die Substanz, in welche sie eingebettet und in welcher sie wie eingeschmolzen sind, dichter und glänzender wird, bis sie schließlich innerhalb derselben gar nicht mehr unterschieden werden können. Tingierte, in den Höhlungen des Spitzenkegels enthaltene Netze setzen sich mit ihren Fäden direkt in ungefärbte fort, welche in bereits solid gewordener Grundsubstanz eingeschlossen sind. Auch an der Kegelbasis läßt sich, so lange dieselbe noch schwach brechend ist, häufig ein direkter Zusammenhang zwischen den innerhalb derselben befindlichen Netzen und denen des unmittelbar benachbarten, der Zelllichtung angehörigen Protoplasmas nachweisen, während überall da, wo die Substanz der Kegelbasis stark glänzend geworden ist, dieselbe eine homogene Beschaffenheit darbietet und keinerlei Strukturverhältnisse wahrnehmen läßt. Sowohl an den einfachen, wie an den Brennhaaren läßt ferner die jüngste, die Haarlichtung unmittelbar begrenzende Membranlamelle mitunter noch ein netzförmiges, hie und da durch eingestreute derbere Körnchen unterbrochenes Gefüge erkennen. Bei Bildung einer neuen Membranlamelle legt sich eine Netzlamelle nicht bloß der Innenfläche der Wandung an, sondern verschmilzt mit derselben, so daß sie bei Gerinnung des Zellinhalts durch Alkoholzusatz den sich retrahierenden Massen des Zellinhalts nicht zu folgen vermag, und es erscheint dann im Durchschnitt die innere Grenzlinie der Membran fein gezähnelt durch kurze, dicht gestellte Fädchen, die in den Zellraum frei einragen. Außerdem scheint es, daß die Bildung von neuen Membranlamellen stellenweise auch in der Weise zustandekommt, daß dicht gestellte Protoplasmakörnchen derber und glänzender werden, um schließlich miteinander zu verschmelzen. So fand ich in den Brennhaaren von Urtica, daß die innere Grenzlamelle der Membran mitunter Unterbrechungen ihrer Kontinuität zeigt durch Reihen einzelner Körnchen, die zum Teil derber und glänzender sind als die Netzknotenpunkte, und an den Spitzenkegeln der einfachen Haare wird der basale Rand des Kegels mitunter nicht durch einen fortlaufenden, ununterbrochenen Saum, sondern durch eine Reihe derberer

---

1) l. c. S. 89 u. ff.

Körnchen gebildet, die zum Teil schon miteinander verschmolzen zu sein scheinen, zum Teil noch durch kleine Zwischenräume voneinander getrennt und dann bald durch sehr kurze Fadenstücke verbunden sind, bald nicht.

Aus dem Nachweis, daß die erste Anlage neuer Membranlamellen aus Netzlamellen hervorgeht, und daß der Membran angehörige Netzlamellen oder Netzschichten mit wandständigen Protoplasmanetzen zusammenhängen, ergiebt sich unmittelbar und zweifellos, daß entsprechend der schon vor geraumer Zeit von PRINGSHEIM vertretenen Anschauung und den ähnlichen von CRÜGER und DIPPEL das Dickenwachstum der Membranen vorwiegend auf Kosten wandständigen Protoplasmas erfolgt [1]). Zu den gleichen Resultaten bezüglich des Dickenwachstums durch Apposition ist dann SCHMITZ [2]) gekommen, der meine Befunde und die aus denselben sich ergebenden Folgerungen kannte, dieselben aber ebenso wenig erwähnt, als STRASBURGER, der dagegen die mit den meinigen übereinstimmenden Befunde anführt, welche später E. SCHMIDT im Bonner Institut bezüglich der Entstehung der Callusmassen in älteren Borstenhaaren bei verschiedenen Pflanzen erlangt hat [3]). Bezüglich der Membranbildung bei Zellteilungen hat STRASBURGER [4])

---

1) Die Möglichkeit eines Dickenwachstums der Membranen durch Intussuszeption ist keineswegs auszuschließen, namentlich mit Bezug auf das von mir an den Außenwandungen der Epidermiszellen der Blattstiele von Pelargonium Z., beobachtete und von Schwund der Cellulose begleitete Auftreten von Schwellungen und Erweichungen innerhalb deren Netze von protoplasmatischer Beschaffenheit deutlich vortreten, die mit den intracellularen kontinuierlich zusammenhängen (Jenaische Zeitschrift, Bd. 18). Kommt es innerhalb der erweichten Abschnitte nachträglich wieder zur Abscheidung von Cellulose, so würde die Membran ihr früheres Aussehen wieder erlangen, ihre Dickenzunahme aber nicht durch Appositionswachstum bedingt sein. Ebenso dürfte auf vorübergehende Erweichungsvorgänge bei Erklärung des Zustandekommens des Längenwachstums Rücksicht zu nehmen sein.

2) Sitzungsbericht der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, Juli u. Dez. 1880. Auch BARANETZKY schließt aus seinen Beobachtungen über die Wandverdickungen der Membranen im Parenchym der Wurzeln, des Stengels und der Blattstiele einer größeren Anzahl Pflanzen, daß das Dickenwachstum der Membranen durch successive Anlagerung neuer Schichten bewirkt wird. Annales des scienc. natur. Tome IV, 1886.

3) Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 139.

4) Sitzungsbericht der Jenaischen Gesellsch. für Medizin u. Naturwissensch., 18. Juli 1879.

kurze Zeit vor meiner ersten Mitteilung über die Struktur der Membranen und über ihre Beziehungen zum Protoplasma berichtet, daß an sich teilenden Zellen von Tradescantia die neuen Membranen durch sich teilende kleine Körper gebildet werden, die er aber nicht für Protoplasma-, sondern für Stärkekörner hielt, die direkt miteinander zur Bildung der Cellulosenmembran verschmelzen. Den Nachweis, daß es sich thatsächlich um Stärkekörner handelte, konnte STRASBURGER hier nicht führen, weil bei der geringen Größe der nur in einfacher Schicht zur Zellplatte angeordneten Körnchen die Jodreaktion vollständig durch die Färbung der Zellfäden verdeckt wird; dagegen gelang es STRASBURGER an den Zellplatten von Nothoscordum, an denen im Endosperm der Phanerogamen zu Beginn der freien Zellbildung und ebenso an der Wandung von Spirogyren den Nachweis zu führen, daß die Scheidewandbildung mit einer Ansammlung von Stärkekörnchen beginnt, in betreff deren er es unentschieden läßt, ob sie aus den Zellplatten nach der Teilungsebene hingeführt werden, oder innerhalb derselben entstehen. Später hat sich STRASBURGER [1]) bezüglich dieser Angaben dahin geäußert, daß er auf Grund älterer Beobachtungen annehmen zu müssen geglaubt habe, „daß die Elemente der Zellplatte der Stärke oder Cellulose nahe verwandt wären und sich in manchen Fällen mit Jod blau färben ließen“. Dagegen lauten die früheren Angaben ganz bestimmt dahin, daß es ihm gelungen sei, den Nachweis zu führen, daß die Scheidewandbildung mit einer Ansammlung von Stärkekörnchen beginnt, während von einer bloßen Annahme, daß dies der Fall, oder daß die Elemente der Zellplatte der Stärke oder Cellulose nur nahe verwandt seien, überhaupt nicht die Rede ist. Unter diesen Umständen würde gewiß niemand STRASBURGER die Priorität der Entdeckung streitig machen können, daß die Zellwand aus verschmelzenden Stärkekörnern entsteht, unmöglich kann man aber, wie es WIESNER [2]) thut, STRASBURGER den ersten Nachweis dafür zuschreiben, daß die Membran kein Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas, sondern von diesem selbst gebildet ist.

WIESNER gelang es mit Hilfe neuer Methoden in allen untersuchten Membranen, mit Ausnahme derer von Pilzzellen, kleinste

---

1) Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 172.

2) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. W., 1886, I. Abt. S. 58.

Formelemente, Dermatosomen, nachzuweisen. Durch längere Einwirkung von 1proz. Salzsäure und Erwärmen bei höherer Temperatur oder länger andauerndes Austrocknenlassen bei gewöhnlicher Temperatur können viele vegetabilische Gewebe zerstäubt, schon bei leisem Druck zu einem überaus feinen Pulver zerrieben werden. Werden dann zerstäubte Gewebe der Einwirkung gewöhnlicher Salzsäure oder der konzentrierten Kalilösung ausgesetzt, oder successive mit beiden Reagentien behandelt, so werden die Verbände zwischen den Dermatosomen gelöst und die Substanz der Membranen zerfällt bei Druck in Fäserchen und in Dermatosomen oder (nach Kalibehandlung) ganz zu den letzteren. Auch ohne vorausgehende Zerstäubung kann die Zellwand in Dermatosomen zerlegt werden, wenn sie in einem bestimmten Stadium der Einwirkung von Chromsäure oder von Chlorwasser einem Druck ausgesetzt wird.

Wie im Protoplasma und in der ersten Membrananlage, so sind auch in der noch wachsenden Membran die Plasmatosomen durch protoplasmatische Fäden zu Netzen verbunden; im ausgebildeten Zustand sind aber die Dermatosomen frei von Eiweißkörpern, bestehen ganz oder zum größten Teil aus Abkömmlingen derselben und sind nicht mehr als lebende Gebilde anzusehen. Wie die Plasmatosomen in Dermatosomen, so wandelt sich in der entwickelten Membran auch die zarte Gerüstsubstanz in Wandsubstanz um und bildet nach Karbonisierung, Salzsäure- und Kalibehandlung einen homogenen Schleim.

Die Wahrnehmung von in die Substanz der Membranen eindringenden Protoplasmafäden und der Nachweis, daß neue Membranschichten sich auf Kosten wandständigen Protoplasmas bilden, hatten mich schon geraume Zeit vor Wiesner veranlaßt, Membranen der Einwirkung von Säuren und Alkalien auszusetzen, um zu sehen, ob nicht durch die letzteren auch ganz homogene Membranen so verändert werden können, daß ihre ursprüngliche Zusammensetzung aus Netzen oder überhaupt aus geformten Teilen und aus einer homogenen, diese umschließenden Substanz wieder sichtbar wird[1]). Nach 1—2tägiger Einwirkung von 5—10proz. Liqu. Kali c. auf Brennhaare war in den gequollenen Membranlamellen wohl eine Granulierung oder Strichelung, aber kein netzförmiges Gefüge zu erkennen. Nach 48stündiger Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure spalten sich bei nachträglicher Quellung

1) Beobachtungen etc. S. 97.

in Wasser die Membranen der Brennhaare in einzelne Lamellen, die mit zunehmender Breite ihre scharfe Begrenzung und ihr homogenes Aussehen verlieren, einen matteren Glanz bekommen und ganz aus dicht zusammengedrängten, sehr feinen Fäden zu bestehen scheinen. Die letzteren verlaufen der Haaraxe parallel oder etwas schräg zu derselben, sind bald wie durcheinander geflochten, die einzelnen immer nur auf sehr kurze Strecken sichtbar, bald bilden sie Bündel längerer, gerader und paralleler oder etwas welliger Fäden, die einzelne gabelige Spaltungen und Anastomosen erkennen lassen. An Stellen, wo die Quellung einen höheren Grad erreicht hat, liegen die Fibrillen weniger dicht und es läßt sich dann feststellen, daß sie zum Teil Netzen angehören, aus fortlaufenden, zusammenhängenden und gleichgerichteten Netzbruchstücken sich zusammensetzen. Es hatte sich somit meine Vermutung, daß auch ganz homogene Membranen noch die Netzlamellen einschließen, aus denen sie hervorgegangen sind, als richtig erwiesen. Im unveränderten Zustand der Membranen sind die letzteren nur deshalb nicht sichtbar, weil die Substanz, in welche sie eingebettet sind, ein ebenso starkes Brechungsvermögen erlangt hat, wie die Netzteile selbst. Durch Behandlung mit Schwefelsäure und Wasser quellen die Membranen, die die Netze einschließende Substanz aber in stärkerem Grade als die Netze, die nun, infolge der eingetretenen Differenz im Brechungsvermögen wieder sichtbar werden.

Ganz analoge Strukturen aber, wie sie an den Membranen der Brennhaare von Urtica erst nach der Säurewirkung und Quellung eintreten, hatte ich schon an ganz unveränderten Membranen der einfachen Haare und an den Membrananlagen der Brennhaare nachweisen, und damit, wie durch die entsprechenden Befunde in den Membranen der Blattepidermis verschiedener anderer Pflanzen, den thatsächlichen Nachweis für das thatsächliche Bestehen von Strukturverhältnissen liefern können, das Wiesner, dem meine Befunde ohne Zweifel ganz unbekannt geblieben sind, nachträglich aus den seinigen erst erschlossen hat.

An den Brennhaaren zeigt die jüngste, in der Bildung begriffene Membranlamelle nicht bloß ein netzförmiges Gefüge, sondern hie und da auch eine quere oder schräge Schraffierung durch nach diesen Richtungen hin vorwiegend entwickelte Fibrillen und in den soliden Spitzenkegeln der einfachen Haare treten sowohl einzelne glatte, gekörnte oder Knötchen tragende feine Fibrillen als Bündel derselben auf, die bald mehr in der Richtung der Haar-

axe, bald quer oder schräg zu derselben verlaufen und namentlich von der Kegelbasis aus büschel-, im Durchschnitt fächerförmig ausstrahlen. Auch hier läßt sich häufig nachweisen, daß die einzelnen Fäden sich aus gleichgerichteten Bruchstücken sehr engmaschiger Netze zusammensetzen.

Im Innern der Haare waren wohl einzelne Fibrillen, Fibrillenlagen oder Bündel dagegen nicht wahrnehmbar und es läßt sich deshalb annehmen, daß entweder bei Anlage einer neuen Membranlamelle das Protoplasma von Anfang an sich der Innenfläche der fertigen Membrane teils in Form von Fibrillen, teils als genetztes anlegt oder daß eine anfangs netzförmige Anlage eine Umbildung erfährt, ein Teil der Netzsubstanz eine fibrilläre Beschaffenheit erlangt. Schmitz hat dagegen eine fibrilläre Struktur nicht bloß in neugebildeten Membranen, sondern dieselbe als eine präformierte auch in dem angrenzenden Protoplasma wahrgenommen. Derselbe fand in den Zellen der Wurzelhülle von Orchideenluftwurzeln eine Membranverdickung in Gestalt zahlreicher, dicht gedrängter, sehr feiner Fasern; beim ersten Sichtbarwerden derselben zeigte aber auch die äußerste Schicht des Protoplasmaschlauchs die gleiche Zeichnung, bestand ganz aus einer einfachen Lage paralleler, nur hie und da verzweigter, derberer Fibrillen, die mehr oder weniger zahlreiche Mikrosomen führten und teils ganz homogen erschienen mit fein gekörnter Oberfläche, teils etwas breiter waren und fein punktiert erschienen. Der innere Schicht des ziemlich dünnen Protoplasmaschlauchs war teils fein punktiert, teils netzförmig gezeichnet.

In zum Teil ganz ähnlicher Weise wie die Membranen der Brennhaare nach Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure und Wasser verhalten sich die Membranen der Epidermiszellen von Euphorbia c., wenn Schnitte durch die getrockneten Blätter 10 Minuten lang der Einwirkung rauchender Salpetersäure ausgesetzt, ausgewaschen und mit Ammoniak behandelt werden. In den gequollenen Zellwänden, namentlich den Außenwänden, treten bald nur einzelne, den Grenzflächen der Membranen parallele zartere oder derbere Lamellen auf, bald ist die Membran zu einer größeren Anzahl derselben zerfallen, die in konzentrischer Schichtung das Zelllumen teilweise umkreisen, andere Male ist das Gefüge der Membran ein fein fibrilläres oder netzförmiges oder dieselbe ist homogen oder sehr fein und blaß granuliert (Taf. II., Fig. 9—18). Sehr häufig treten in derselben Wandung sowohl Lamellen als Abschnitte mit einer fibrillären oder netzförmigen Struk-

tur hervor und manche der Lamellen nehmen unter Verbreiterung ein granuliertes Aussehen an oder laufen ganz allmählich in feinkörnige, genetzte oder fibrilläre Membranabschnitte aus (Fig. 13—15 von Längsdurchschnitten). Nach ihren Besonderheiten zeigen die Membranstrukturen ein wechselndes Verhalten.

1) Netzschichten oder Netzlamellen fanden sich nur in den inneren, an die Zelllichtung angrenzenden Membranabschnitten (Taf. II, Fig. 13 von einen Längsdurchschnitt, Fig. 17 und 18 von Flächenschnitten); statt der Netze treten mitunter Anhäufungen ziemlich dicht gestellter Körnchen auf mit einzelnen zwischen denselben noch zu unterscheidender und zum Teil mit ihnen zusammenhängenden sehr kurzen Fädchen.

2) Häufiger und oft in ihrer ganzen Dicke bestehen die Membranen aus dicht gedrängten, sehr feinen, vielfach mit Körnchen besetzten Fibrillen, die unter sich und mit zwischen ihnen befindlichen Lamellendurchschnitten mehr oder weniger parallel verlaufen und mitunter wie durcheinander geflochten erscheinen. (Fig. 15 und 16). Die einzelnen Fibrillen treten bald nur auf kurze Strecken vor und die Membran zeigt dann ein fein gestricheltes Aussehen, bald erreichen sie eine größere Länge und können einzelne bis zu $^1/_3$ der Länge der ganzen Zellwand verfolgt werden. Zwischen den Fibrillen treten Körnchen (solche oder Fadendurchschnitte) bald nur spärlich, bald in größerer Zahl hervor. Von zarteren Lamellen unterscheiden sich die Fibrillen durch ihre größere Feinheit und durch ihren Besatz mit Körnchen.

3) An Durchschnitten ist an homogenen Außenwänden und an solchen mit Lamellendurchschnitten sehr häufig eine radiäre Streifung sichtbar, die durch feine, den Fibrillen gleichende Fäden bewirkt wird, welche die Membranen in ihren inneren oder äußeren Abschnitten oder in ihrer ganzen Dicke durchsetzen und sich mit den Lamellendurchschnitten mehr oder weniger rechtwinklig kreuzen (Fig. 9—12 an queren Durchschnitten, Fig. 14 an einem Längendurchschnitt). Die einzelnen Fäden durchsetzen immer nur einen Teil der Zellwand, nicht selten verlaufen aber eine Anzahl kurzer, durch kleinere oder größere Zwischenräume getrennte Fibrillenstücke in der gleichen Richtung, so daß an Querdurchschnitten das Bild von Strahlen entsteht, die von der inneren Membrangrenze entspringend nach außen divergieren und unter Umständen bis dicht unter die Cuticula verfolgt werden können (Fig. 9 und 10). Neben Fäden mit radialem Verlauf finden sich andere, die in mehr schräger Richtung die Zellwand durchsetzen

und hie und da derbere, meist ziemlich kurze, stäbchenförmige Gebilde von homogener oder granulierter Beschaffenheit, deren Vorkommen auf die inneren Membranabschnitte beschränkt ist.

Die radiären Fäden lassen sich häufig bis zur inneren Membrangrenze verfolgen, einzelne aber entspringen nachweislich aus dem wandständigen Protoplasma, wie auch wandständige Netzschichten sich kontinuierlich bis in die Membran hinein verfolgen lassen.

Die in den Membranen vortretenden Fadenstrukturen unterscheiden sich ziemlich auffallend durch ihr blasseres Aussehen von dem intracellularen, durch die Säure veränderten Protoplasma und auch wandständige Netzschichten desselben bieten zum Teil das gleiche blasse Aussehen dar wie die der Membran angehörigen Fäden. Zur Markierung dieses Unterschieds sind auf den Abbildungen die glänzenden intracellularen protoplasmatischen Teile dunkel gezeichnet. Sehr auffallend trat derselbe auf Fig. 17 hervor, wo die glänzende, den oberen und unteren Umfang der Zelle bekleidende Protoplasmalamelle am linken Umfang der Zelle übergeht in eine feinfädige, sehr blasse Netzschicht, welche bereits in die Membrane eingreift; in ähnlicher Weise tritt dies Verhalten auf Fig. 18 vor, wo eine ziemlich weitmaschige Netzschicht vom linken Pol der einen Zelle aus sich ziemlich tief in die hier sonst homogene Membran einsenkt (Flächenschnitt).

Die parallel fibrilläre Struktur der Membranen wie der ziemlich regelmäßige Verlauf der Radiärfäden lassen vermuten, *daß die Netzschichten des Protoplasma sich bei der Membranbildung in bestimmter und regelmäßiger Weise angeordnet haben.* Auch hier erfolgt die Bildung und Verdickung der Membran auf Kosten von Netzlamellen des Protoplasmas, die Netzstruktur wird aber erst mit dem Eintritt einer stärkeren Quellung wieder sichtbar. Ganz analoge nur weniger deutlich vortretende Strukturverhältnisse wie nach Behandlung mit rauchender Salpetersäure und Ammoniak treten in den Außenwandungen auf, wenn trockene Schnitte ein paar Minuten lang in verdünnter Kalilauge (1 : 2 W.) bis zum Sieden erwärmt werden.

Daß die von Wiesner künstlich von Membranen isolierten Gebilde aus Netzgerüsten hervorgegangen sind, läßt sich kaum bezweifeln, dagegen ist die Annahme irrig, daß die Membranen überall nur aus veränderten Netzgerüsten und aus kapillarem, wie aus Quellungswasser bestehen. Wiesner stützt sich bei dieser

Annahme, beim Mangel eigener Untersuchungen, auf die Angaben STRASBURGER's, nach dem die Membranen und Zellscheidewände wie ihre Verdickungsschichten durch mikrosomenhaltiges Protoplasma angelegt werden, das sich dann in Cellulose umwandelt. Nach STRASBURGER [1]) schwinden aber die Mikrosomen [2]) bei der Membranbildung, werden verbraucht und man begreift unter diesen Umständen nicht, wie sie trotzdem in der entwickelten Membran als Dermatosomen persistieren sollen.

An frischen Membranen wie an Alkoholpräparaten zeigen sowohl die in den Membranen sichtbaren Netze ein verschiedenes Verhalten als auch die Grundsubstanz, in welche die Netze eingebettet sind.

Bereits in den ersten Mitteilungen und ebenso in den späteren habe ich hervorgehoben, daß an allen Stellen, wo innerhalb der Membranen oder im Bereiche der Cuticula der Blattepidermis Netzlamellen oder Netzschichten auftreten, die Netzbestandteile häufig durch stärkeren Glanz und durch etwas größere Derbheit vor denen des Protoplasma sich auszeichnen. Die Netzmaschen sind dann entweder von sehr schwach brechender Substanz erfüllt, treten sehr hell und deutlich vor und ebenso grenzen sich Fäden und Knotenpunkte scharf ab oder die die Maschen erfüllende Substanz ist stärker brechend, die Netzteile treten weniger scharf vor und häufig lassen sich dann nur noch die Knotenpunkte mit einzelnen der sie verbindenden Fäden, immer aber mit verwaschener Begrenzung unterscheiden. Andere Male sind weder die Netzteile verdickt und stärker glänzend, noch findet sich in den Maschen stärker brechende Substanz und es läßt sich dann zwischen den Netzen innerhalb der Zelle und denen innerhalb der Membranen ein wesentlicher Unterschied im Aussehen gar nicht erkennen. In derselben Netzschicht alternieren häufig kleinere und größere in der bezeichneten Weise veränderte Netzabschnitte mit anderen unveränderten und außerdem können auch in unmittelbar benachbarten Lamellen die Netze ein wesentlich verschiedenes Verhalten

---

1) l. c. S. 80, 121, 174.

2) Die Bezeichnung der Protoplasmakörnchen als „Mikrosomen" ist wohl eine der unglücklichsten und nichtssagendsten in der ganzen Zelllitteratur. Wir erfahren durch diesen Ausdruck nichts Neues über die Beschaffenheit der Körnchen und, wollen nur ihre Größe näher bezeichnen, so müssen wir sagen: große oder kleine Mikrosomen oder Kleinkörper, was doch viel umständlicher ist, als die übliche Bezeichnung: derbe und feine Körnchen.

darbieten. So trifft man mitunter in der Blattepidermis von Dracaena sehr schwach brechende Speziallamellen mit auffallend blassen, in einer nur wenig schwächer brechenden Grundsubstanz eingeschlossenen Netzen, während in der unmittelbar angrenzenden körnig-fädiger Schicht die Netzteile sehr scharf vortreten und viel stärker brechend sind. An mit ihren Flächen vortretenden, aber bei etwas schräger Schnittführung durchschnittenen, ein netzförmiges Gefüge darbietenden Seiten- und Querwänden (Dracaena Dr.) wird der Schnittrand überall durch einen glatt fortlaufenden linearen, nur durch vereinzelte kurze, frei vortretende Fadenstümpfe unterbrochenen Kontur begrenzt, sobald die Grundsubstanz eine dichtere Beschaffenheit besitzt; es sind dann die Fäden mit der Grundsubstanz so innig verkittet, daß sie aus ihrer Verbindung mit derselben nur hie und da durch den Schnitt ausgelöst werden. An Stellen dagegen, wo dies nicht der Fall, fehlt ein linearer Kontur und es ragen einzelne Fäden in dichter Folge bald mehr bald weniger weit hervor.

Auch bei der Solidifikation von Intercellularen zeigt sich, daß Körnchen und Fäden des Protoplasma von neugebildeter Cellulose umschlossen werden und mit zunehmender Dichte der letzteren, oder auch bei gleichzeitiger Abnahme ihres eigenen Brechungsvermögens weniger deutlich vortreten, ganz oder bis auf eine undeutliche Granulierung schwinden, während Einschlüsse von Protoplasmakörnern, von kleinen Stärkekörnern und Chlorophyllkörpern noch unterschieden werden können [1]).

---

1) Das Vorkommen von Protoplasma in den Intercellularen wurde von mir bereits 1880 für die Intercellularen in den Blättern von Dracaena und Rhododendron und für Dracaena außerdem noch der Befund konstatiert, daß die protoplasmatischen Einschlüsse der Intercellularen durch Membranlücken mit dem Netzplasma der anstoßenden Zellen zusammenhängen (Beobachtungen etc. S. 9 u. 21). Später fand ich intercellulares, mitunter auch einzelne Stärke- und Chlorophyllkörner einschließendes Protoplasma auch in den Intercellularen des Collenchyms der hypokotylen Stengelglieder von Ricinuspflanzen (Jen. Zeitschr. Bd. 17), in den Intercellularen der Wurzelrinde der letzteren und in den Intercellularen des Collenchyms der Blattstiele von Pelargonium z. (Jen. Zeitschr., Bd. 18, S. 599). Bei Anführung der von Tangl gemachten Beobachtungen über Perforationen von Zellmembranen durch Protoplasmafäden sagt Russow (Sitzungsbericht d. Dorpater Naturforscher-Gesellschaft, Sept. 1883), daß er sich der Kritik Gardiner's über meine Untersuchungen anschließe und deshalb nicht auf dieselben einzugehen brauche. In derselben Abhandlung fügt aber Russow seinen Mitteilungen die Be-

Aus den mitgeteilten Befunden hatte sich ergeben, daß der Membran zugehörige und zum Teil mit dem intracellularen Protoplasma zusammenhängende Fadenstrukturen oder Netze bald denen des letzteren gleichen, bald größere Derbheit und stärkeren Glanz erlangt haben, daß ferner die Zwischensubstanz bald schwach, bald stärker brechend ist und im letzteren Fall das Undeutlichwerden oder Verschwinden der protoplasmatischen Teile bedingen kann, und daß auch in homogenen Membranen die der Membrananlage zugehörigen protoplasmatischen Strukturen durch bestimmte, eine stärkere Quellung verursachende Reagentien wieder sichtbar gemacht werden können. Aus dem letzteren Umstand folgt aber keineswegs, daß alle homogenen Membranen Netze oder fibrilläre, dem Protoplasma zugehörige Strukturen einschließen. So schien mir das erwähnte Auftreten größerer, rundlicher, spindelförmiger oder unregelmäßig geformter und z. T. anastomosierender Gebilde, wie ich sie neuerdings in den Seitenwandungen von Dracaena (Taf. II, Fig. 8) wahrgenommen habe, die Deutung zuzulassen,

---

sprechung einer „interessanten, bisher übersehenen Thatsache" hinzu, nämlich das Vorkommen von Protoplasma oder schleimigen Substanzen in den Intercellulargängen der Rinde verschiedener Gewächse. Diese interessante Thatsache war allerdings übersehen worden, aber nicht von mir, und meine ersten Angaben über dieselben finden sich in eben den Untersuchungen, deren Besprechung Russow durch die Kritik Gardiner's, wie er sich ausdrückt, überhoben war. Also für die neuen, von mir ermittelten Thatsachen, die nicht in den Kreis der Anschauungen Russow's paßten, acceptiert derselbe die von mir a. a. O. zurückgewiesene, in ihren Einwendungen ganz hinfällige Kritik Gardiner's, ignoriert meine Befunde über protoplasmaführende Intercellularen, und nun ist er es selbst, der zuerst diese neue, interessante Thatsache feststellt, wie dies denn auch Zimmermann (Encyclopädie d. Naturwissensch., Handbuch d. Botanik, S. 618) angiebt. Da der Nachweis des Vorkommens von intercellularem Protoplasma gar keinen Schwierigkeiten unterliegt, kann es nicht sowohl überraschen, daß Russow dieser Nachweis geglückt ist, wohl aber, daß diese Einschlüsse der Intercellularen so lange ganz übersehen werden konnten. Der erwähnten Kritik Gardiner's hat sich auch Tangl (Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas. Sitzungsberichte d. Wiener Akademie d. Wissensch., 90. Bd., I. Abt., 1884) angeschlossen, und, wenn er dieselbe als eine seiner Überzeugung nach völlig sachgemäße bezeichnet, so dokumentiert er dadurch nichts weiter, als daß seine Untersuchung, soweit sie die von mir ermittelten, von Gardiner bestrittenen Strukturverhältnisse betrifft, eine ebenso mangelhafte und ungenaue war als die des letzteren.

daß innerhalb umschriebener Bezirke Netzteile des Protoplasma zunächst untereinander zur Bildung homogener Körper verschmolzen sind, und daß erst dann in denselben Cellulose gebildet worden ist, ohne daß sich aber Cellulose und protoplasmatische Theilchen bei ihrer Feinheit und gleichmäßigen Verteilung gesondert wahrnehmen ließen. Daß thatsächlich Membranen in dieser Weise aus homogenen Plasmaschichten gebildet werden können, geht aus den folgenden Befunden hervor über

2) Bildung von Cellulosehäuten innerhalb der Intercellularen und der Zellen des Parenchyms der Knollen von Cyclamen europ. und Phajus grandifolius[1]).

Die Cellulosehäute innerhalb der Intercellularen des Knollenparenchyms von Cyclamen treten teils in Form von Scheidewänden auf, welche den Intercellularraum durchsetzen und mit seinen Wandungen verschmelzen, teils in Form von Hohlschalen- oder kapselartigen Bildungen, die entweder ganz frei im Innern der Intercellularen liegen, oder ihrer Wandung mit einem Teil ihres Umfangs anliegen oder mit derselben verschmolzen sind (Taf. III, Fig. 5—9). Mitunter liegen auch, wie in Fig. 8, zwei Kapseln im Innern einer Intercellulare. Wie die Zellmembranen, so weisen auch die Kapseln ziemlich häufig Lücken auf (Fig. 6 und 8), die mitunter, wie auch an den ersteren, dadurch zu stande kommen, daß die zugeschärft auslaufenden Endabschnitte der Membranen sich übereinander schieben und einen schmalen Spaltraum zwischen sich einschließen (Fig. 6). Vom äußeren und inneren Umfang der Kapsel prominieren mitunter zackige Fortsätze, und manche der in den Kapselraum einragenden erreichen beträchtlichere Dimensionen, bilden Blätter oder Balken, die unter Abnahme ihres Glanzes fein verstrichen auslaufen (Fig. 8). Der Kapselraum wird von körnig-fädigem oder genetztem Protoplasma, oder von homogener, sehr schwach brechender Substanz ganz oder teilweise erfüllt; ersteres ist auch im übrigen Inhalt der Intercellularen in wechselnder Menge enthalten, andere Male schließt derselbe keine geformten Teile ein. In Fig. 6 erstreckt sich vom unteren Umfang der Kapsel aus ein nach dem unteren Kantenwinkel spitz auslaufender Fortsatz einer bloßen, homogenen Substanz und in Fig. 7 war das Innere der Kapsel bis auf ein kleines

1) Im Auszug mitgeteilt im Anatomischen Anzeiger, 1886, Nr. 8.

Segment am linken Umfang von ähnlicher, schwach brechender Substanz ausgefüllt, die nur in der Mitte eine kleine, von Protoplasma erfüllte Höhle einschloß.

Innerhalb der Zellen tritt eine Neubildung von Cellulose meist in Form von an den Enden mehr oder weniger eingebogenen, den Zellwänden parallelen Lamellen und von Hohlschalen auf, während kapselförmige Gebilde in ihnen nicht wahrgenommen wurden (Fig. 10 u. 11). An ihren Enden laufen die Lamellen zugeschärft aus, ohne ihren Glanz zu verlieren, oder unter allmähliger Abnahme des letzteren setzen sie sich fort in Streifen oder Lamellen homogenen oder körnig-fädigen Protoplasmas; einseitig sind sie häufig mit einer Zellwand verschmolzen, so daß sie wie blattartige Fortsätze frei in das Innere der Zelle einragen. In den meisten Fällen war nur eine einzige Celluloselamelle im Innern der Zelle enthalten, mitunter dagegen deren 2 oder mehr, wie in Fig. 11, wo sich zwischen den beiden Lamellen rechts noch eine sehr dünne und blasse, mit ihnen verschmolzene der Fläche nach ausbreitet. Eine eigentümliche Membranbildung hatte in der Zelle Fig. 12 stattgefunden, indem hier am rechten unteren Kantenwinkel die untere Zellwand nicht mit der äußeren verschmolzen, sondern unter Verdoppelung der Wandung nach oben umbiegend weiter gewachsen ist und mit einem Fortsatz verschmilzt, der rechtwinklig von der äußeren Zellwand abgeht und weit in das Innere der Zelle eindringt.

Die neugebildeten Cellulosehäute besitzen vollkommen das Aussehen und den Glanz der Zellmembranen und nehmen nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure eine gleich tiefe blaue Färbung an wie diese. Die blassen, homogenen oder sehr blaß und fein granulierten Plasmalamellen, in welche die neugebildeten Membranlamellen mitunter auslaufen, werden zum Teil weder durch Jod noch durch die Behandlung mit Jod und Schwefelsäure gefärbt, zum Teil färben sie sich nach Einwirkung der letzteren Reagentien sehr blaßblau, während andere nur eine blaßgelbe Färbung annehmen, die schwächer ist, als die des Protoplasmas. Es läßt sich danach nicht wohl bezweifeln, daß hier sowohl homogenes als sehr blaß- und feinkörniges Protoplasma die Umwandlungen erfährt, welche zur Membranbildung führen, daß sein Gehalt an Cellulose anfangs noch ein geringer ist und dem entsprechend bald noch eine schwachgelbe Färbung, bald eine schwachblaue nach Jod-Schwefelsäurebehandlung eintritt.

In den zum Teil Protoplasma führenden Intercellularen des

Knollenparenchyms von Phajus grandif. und ebenso in den Zellen selbst finden sich gleichfalls häufig neugebildete, durch Jod und Schwefelsäure sich bläuende Membranlamellen, vereinzelt wurde ihr Vorkommen in den Zellen der Nährblätter der Tulpenzwiebel konstatiert, wo sie von der Wandung der Intercellularen ausgehend in die Zelllichtung eingewachsen waren, und ebenso vereinzelt in den Zellen des Mesophylls von Aloe arborescens. Hier waren mir diese Bildungen schon gelegentlich der ersten Untersuchungen über die Beschaffenheit des Protoplasma und der Membranen aufgefallen, ich hatte aber damals diese Befunde, gerade weil sie ganz vereinzelte blieben, gar nicht erwähnt.

Nach Behandlung der Schnitte mit Salpetersäure und Ammoniak färbt sich sowohl das intra- als das intercellulare Protoplasma safrangelb, am intensivsten die den Membranen anliegenden Schichten. Die sehr fein und blaß granulierte Substanz, welche manche Intercellularen teilweise erfüllt, ist dagegen farblos geblieben.

Durch Eosin wird das in den Zellen, wie das in den Intercellularen und in ihren Kapseln enthaltene Protoplasma gleichmäßig stark rot, durch Jodwasser und durch Chlorzinkjod gelb gefärbt.

Nach kurzem Verweilen der Schnitte in Alaunkarmin färben sich nur die Zellmembranen und die neugebildeten Cellulosehäute, das intra- und intercellulare Protoplasma nimmt dagegen erst nach 12stündiger Einwirkung der Färbeflüssigkeit eine blasse oder dunklere Rosafärbung an, während die homogene, schwach brechende, manche Intercellularen erfüllende Substanz auch dann noch farblos bleibt oder sich schwächer als die Membranen färbt.

Auch Berthold [1]) und Feist fanden, daß das intercellulare Protoplasma mit dem intracellularen in seinen Reaktionen übereinstimmt.

In Betreff des Nachweises, daß die intercellulare, körnig-fädige oder netzförmige, morphologisch wie nach ihren Reaktionen dem Protoplasma vollkommen gleichende Substanz auch in physiologischer Beziehung demselben gleichwertig ist, also aus lebender Substanz besteht, genügen die folgenden beiden, von mir früher ermittelten Thatsachen: daß 1) Netze des inter- und des intracellularen Protoplasmas öfter durch Fäden zusammenhängen, welche Membranlücken durchsetzen und mitunter grün gefärbt sind, und

1) Studien über die Protoplasmamechanik. 1886.

daß 2) die Intercellularen mitunter sowohl Stärke- als kleine Chlorophyllkörper einschließen [1]). Von einer Einschwemmung der letzteren kann, ganz abgesehen von anderen, früher von mir erörterten Gründen, schon deshalb gar keine Rede sein, weil sich diese Einschlüsse auch in Intercellularen finden, deren Binnenraum durch ihre Membran von der Umgebung ganz abgeschlossen ist. Der Nachweis von Strömungen in den Intercellularen ist für das Vorhandensein von lebender Substanz in denselben gar nicht erforderlich; man würde bezüglich des Inhalts von Zellen, in denen Strömungen nicht nachgewiesen sind, ebenso gut sagen können, daß Protoplasma, Stärke- und Chlorophyllkörner zwar denen von Zellen mit Strömungserscheinungen gleichen, aber nicht die gleiche Bedeutung haben.

Pilze fanden sich in den untersuchten Abschnitten des Knollens von Cyclamen überhaupt nicht, in dem von Phajus nur im untersten, schon makroskopisch durch seine braune Färbung auffallenden Abschnitt, in welchem übrigens neugebildete Membranen sich in gleicher Häufigkeit fanden wie im übrigen Parenchym: die braune Färbung wird bedingt durch die hell- bis dunkelbraunen protoplasmatischen Inhaltsmassen der Intercellularen und durch die ganz gleiche Färbung eines Teils der Membranen und der solid gewordenen Intercellularen. Es läßt sich mithin die Bildung von Cellulosehäuten innerhalb der Intercellularen wie innerhalb der Zellen nicht als eine hier durch das Eindringen von Pilzen bewirkte Reizerscheinung auffassen.

Schaarschmidt [2]) konnte konstatieren, daß das Vorkommen von Protoplasma in den Intercellularen ein allgemeines und weitverbreitetes ist, und giebt außerdem an, daß es sich mit einer besonderen Zellwand umgeben kann, die er als sein Produkt ansieht. Die so entstandenen Körper stellen wahre neue Zellen dar, die sich von den alten nur nach Form und Aussehen unterscheiden, und die Zahl der überhaupt vorhandenen Zellen kann auf diese Weise beträchtlich vermehrt werden. Infolge der Entwicklung dieser Zwischenzellen entstehen neue, sekundäre oder tertiäre Intercellularräume.

Die Angaben Schaarschmidt's sind mir nur aus Referaten

---

1) Beobachtungen etc. S. 21; zur Lehre von der Bildung der Membran der Pflanzenzellen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 17.

2) Nature, Jan. 1885.

bekannt, es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß SCHAARSCHMIDT ähnliche Bildungen wie die eben beschriebenen vor Augen gehabt hat. Als Zellen können dieselben nicht aufgefaßt werden, weil zwischen ganz oder größtenteils abgeschlossenen Cellulosekapseln und flachen oder nur etwas eingebogenen Celluloselamellen alle Übergänge existieren; wo sich die letzteren finden, wird es aber natürlich niemandem einfallen von einer Neubildung von Zellen in den Intercellularen oder in den Zellen zu reden. Es sind die kapselartigen Gebilde mit protoplasmatischem Inhalt nicht den Zellen als morphologischen Einheiten äquivalent, sondern den im Innern von Zellen neugebildeten Celluloselamellen. Übrigens ist die Membran als eine allseitige auch in völlig entwickelten Pflanzen kein notwendiges und unerläßliches Attribut der Zelle. Unter den Epidermiszellen der Blätter von Sanseviera c. waren mir an Flächenbildern einzelne durch ihre außerordentliche Länge aufgefallen, es zeigte sich aber, daß an den Stellen, wo man hätte erwarten dürfen, eine Querwand anzutreffen, eine solche zwar fehlte, daß sich dagegen die Primordialschläuche zweier aneinanderstoßender Zellen hier sehr deutlich voneinander abgrenzten, durch eine schmale lichte Spalte voneinander getrennt waren; die Konturen der beiden Primordialschläuche gingen jederseits unter leichter bogenförmiger Krümmung auf die längs der Seitenwände hinziehenden über.

Bezüglich des intercellularen Protoplasmas hatte ich, wie erwähnt, festgestellt, daß es Stärkekörner, Chlorophyllkörper und außerdem Körner entfalten kann, welche die gleiche Beschaffenheit darbieten, wie die im Protoplasma benachbarter Zellen enthaltenen oder in den Membranen eingeschlossenen. SCHAARSCHMIDT konnte ebenfalls in vielen Fällen das Vorkommen von Chlorophyllkörpern in den Intercellularen konstatieren, dagegen meint GARDINER[1]), daß ich mich und ebenso SCHAARSCHMIDT sich getäuscht haben müßte, da nicht abzusehen, was dieses Vorkommen für eine physiologische Bedeutung haben sollte. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß es ganz unstatthaft sein würde, eine wohl konstatierte anatomische Thatsache deswegen als auf Täuschung beruhend anzusehen, weil ihre physiologische Bedeutung sich nicht sofort übersehen läßt oder weil sie im Widerspruch steht mit den gerade herrschenden Anschauungen; im vorliegenden Fall ist aber die Schwierigkeit, das Vorkommen von Stärke und von Chlorphyll-

1) Nature, Febr. 1885.

körpern in den Intercellularen zu erklären, nicht größer als die, ihr Vorkommen in den benachbarten Zellen zu erklären, da das Protoplasma der ersteren desselben Ursprungs ist wie das der letzteren und intra- und intercellulares Protoplasma häufig direkt durch Membranlücken zusammenhängen. Russow[1]) hat sich zu der Bemerkung veranlaßt gesehen, daß die Befunde Schaarschmidt's über die sogen. Zwischenzellen und das Vorkommen von Chlorophyll in den Intercellularen so sehr aller bisherigen Erfahrung widersprechen, daß die Annahme, Schaarschmidt sei getäuscht worden, nicht unberechtigt erscheine.

Russow hätte besser gethan, seine Ansicht für sich zu behalten, er würde dann nicht in die Lage kommen zugeben zu müssen, daß dieselbe eine voreilige und irrige war. Wenn die in Rede stehenden Thatsachen aller bisherigen Erfahrung widersprechen, so folgt daraus nur, daß die bisherige Erfahrung eine unvollständige und mangelhafte war, und dieselbe wird durch die ersteren vervollständigt und berichtigt. Es wird sich vermutlich auch noch öfter ereignen, daß neue Thatsachen sich den herrschenden, auf mangelhafter Erfahrung beruhenden Anschauungen nicht anbequemen lassen, und es ist dann ziemlich belanglos, ob es Russow beliebt die ersteren anzuerkennen oder nicht.

III. Über Membranlücken.

In den Wandungen der Epidermis- und Mesophyllzellen von Dracaena und Rhododendron war von mir das Vorkommen von Fäden und Spalten konstatiert worden, die zum Teil sehr schmal, zum Teil weiter, mitunter den Durchmesser eines Kerns erreichten oder auch übertrafen und bald keine geformten Teile bald Protoplasmafäden und Körnchen oder Netzstreifen enthielten, durch welche die Körper benachbarter Zellen untereinander zusammenhängen. Gegenüber den Einwänden Gardiner's habe ich letzterem des längeren auseinandergesetzt, daß es sich nicht um Tüpfelbildungen mit einer Tüpfelmembran sondern um offene Lücken handelt, wie dies schon aus der Beschreibung in meiner ersten Mitteilung in der unzweideutigsten Weise hervorgeht. Schimper[2]) bezeichnete dann meine Angaben über Membranlücken wie andere, auf die ich noch zurückkomme, als „wunderbare Entdeckungen“;

1) Sitzungsbericht der Dorpater Naturforschergesellschaft vom 24. Aug. 1887.

2) Botanisches Zentralblatt, Bd. XIX, Nr. 3.

daß SCHIMPER derartige Entdeckungen nicht gemacht hat, ist allerdings nicht wunderbar, wohl aber, daß diese für die Stoffbewegung von Zelle zu Zelle und für die Verbindung der Zellkörper zu größeren Zellkomplexen so wichtigen Strukturverhältnisse so lange ganz übersehen werden konnten. Ich habe verschiedenen Beobachtern Präparate mit Membranlücken, deren Durchmesser den eines Kerns zum Teil noch erheblich übertraf, vorgelegt und auf Taf. II, Fig. 19 und 20 eine Anzahl Membranlücken der Blattepidermis von Dracaena und Rhododendron, wie sie an Flächenschnitten vortreten, abgebildet.

Die Zelle Fig. 19 (Dracaena) weist außer zwei größeren, von körnig-fädigem Protoplasma erfüllten, noch eine sehr schmale Lücke auf und enthält außerdem eingeschlossen im wandständigen Protoplasma zwei glänzende, isolierte, anscheinend aus Membransubstanz bestehende Körner, wie sie sich vereinzelt auch im Bereiche der Lücken in Fig. 20, d und e, finden.

Fig. 20, a—e, Lücken in den Wandungen der Epidermiszellen von Rhodod. p.

Bei a greifen die Enden der beiden, die Lücke einschließenden Membranabschnitte übereinander, so daß ein schmaler Spalt entsteht, und schärfen sich gleichzeitig, wie auch in Fig. 19, zu; auch bei d und e sind die Enden der an der Lückenbildung beteiligten Membranabschnitte verschmälert. Bei c greift das untere Rudiment der Querwand mit drei zackigen Fortsätzen in die Lücke aus.

Häufige gelegentliche Befunde von Membranlücken in den Wandungen von Epidermis- und Mesophyllzellen anderer Pflanzen lassen nicht daran zweifeln, daß das Vorkommen der ersteren ein ziemlich verbreitetes ist. Ich habe bereits früher bezüglicher Befunde an den Wandungen der Epidermis- und Mesophyllzellen von Euphorbia c. Erwähnung gethan[1]) und gebe in Fig. 9, Taf. I, Abbildungen von Membranlücken der Zellen der Blattepidermis von Ficus elastica; die Lücke bei a wird von ein paar feinen Fäden durchsetzt (Flächenschnitt).

In großer Häufigkeit finden sich kleinere und größere Membranlücken in den Wandungen der Zellen des Knollenparenchyms von Cyclamen und erreichen auch hier mitunter einen Durchmesser, der den eines Kerns noch erheblich übertrifft, während die

1) Sitzungsbericht d. Jen. Gesellsch. f. Medic. und Naturwissenschaft, 1886.

kleinsten den eines Kernkörperchens besitzen. Nach Form und Größe gleichen die meisten den auf Taf. II, Fig. 21 g, in der Flächenansicht der Membran abgebildeten. Den Intercellularen fehlt mitunter eine ihrer Wandungen ganz (Taf. III, Fig. 1), oder die Richtung, nach welcher bei ihrem vollständigen Verschluß die Membranbildung erfolgt sein würde, wird nur angedeutet durch einen oder zwei zackige, von den entsprechenden Kantenwinkeln ausgehende Fortsätze. An der Lücke enden die Membranen selten verdickt (Taf. III, Fig. 4), sehr häufig dagegen, wie auch bei Dracaena und Rhododendron, etwas oder beträchtlich verdünnt, so daß sie im Durchschnitt zugeschärft in eine Spitze auslaufen (Taf. III, Fig. 2, 3, 5 und Taf. II, Fig. 21 a—f).

Die Lücke ist entweder leer, so daß die Zellen untereinander oder mit den Intercellularräumen frei kommunizieren, oder es findet sich in derselben, sie ganz oder teilweise schließend, körniges oder körnig-fädiges Protoplasma (Taf. III, Fig. 1, 2, 4, 5, Taf. II, Fig. 21, a, b, d, e, f), das sich häufig kontinuierlich in das in den betreffenden Zellen und Intercellularräumen enthaltene fortsetzt. Manche Lücken werden geschlossen durch eine sehr zarte, homogene oder sehr fein und blaß granulierte Plasmalamelle, in welche die Membranen mitunter ganz allmählich, unter Abnahme ihres Glanzes und ohne alle scharfe Abgrenzung auslaufen. Derartige Plasmalamellen gleichen ganz denen, in welche innerhalb der Zellen neugebildete Membranlamellen auslaufen. Andere Male gehen die Membranen gleichfalls ohne scharfe Grenze in Protoplasma von gewöhnlicher Beschaffenheit über, während sie meistens auch im Bereiche der verdünnten Abschnitte ihren Glanz behalten. Ziemlich häufig kommt die Bildung der Lücken in etwas abweichender Weise, nicht durch einen Defekt der Membran, sondern dadurch zu stande, daß bei Bildung der Membranen die betreffenden Abschnitte nicht miteinander, zur Bildung einer einzigen Membranlamelle verschmelzen, sondern aneinander vorbeiwachsen und frei auslaufend einen Spaltraum zwischen sich einschließen (Taf. III, Fig. 1, 3, 6). Sehr schmale Lücken können, wenn sie keine geformten Teile einschließen, bei der Profilansicht der Membranen leicht übersehen werden, indem bei ihrer Einstellung der sie umfassende Membranabschnitt im Diffusionsbild wahrgenommen wird. In der weitaus großen Mehrzahl der Fälle hat es nicht die geringsten Schwierigkeiten, die Lücken, auch ohne vorausgehende Färbung der Membranen, wahrzunehmen und nach Behandlung der Schnitte mit Jod und konzentrierter Schwefelsäure heben sich die

Lücken mit ihren gelben protoplasmatischen Einschlüssen so scharf von den blauen Membranen ab, daß sie selbst von so oberflächlichen und unfähigen Beobachtern, wie SCHIMPER und MEYER, nicht leicht übersehen werden können.

In geringerer Häufigkeit als in den Knollen von Cyclamen finden sich Membranlücken im Parenchym der Nährblätter der Tulpenzwiebel, erreichen aber auch hier einen beträchtlichen, den eines Kerns bis um das Doppelte übertreffenden Durchmesser. Die Membranen der Parenchymzellen zeigten hier mitunter ein körniges oder fibrilläres Gefüge; die teils sehr feinen, teils derberen glatten oder gekörnten Fibrillen verlaufen teils parallel, teils sind sie wie durcheinander geflochten.

IV. Über das Auftreten von Chlorophyll in Zellmembranen.

Schon bei den ersten, die Struktur der Pflanzenzellen betreffenden Untersuchungen war ich überrascht durch das Vorkommen kleinerer und größerer Membranabschnitte, welche ganz die gleiche Färbung wie die Chlorophyllkörper und zum Teil auch analoge Strukturverhältnisse wie diese oder das Protoplasma darboten. Derartige grün genetzte und zum Teil scharf umschriebene, den Chlorophyllkörpern gleichende Gebilde fand ich in der Cuticula und in den Zellwandungen der Epidermis wie in denen des Mesophylls der Blätter von Rhododendron und Dracaena [1]). Neben den Beobachtungen über das Eindringen von Protoplasmafäden in die Membranen und über deren Zusammenhang mit innerhalb der letzteren befindlichen Netzlamellen und Netzschichten waren es zunächst diese Befunde, welche sich mit der Auffassung der Membran als einer vom Protoplasma nach außen abgeschiedenen, lebende Teile nicht einschließenden Hülle nicht vereinigen ließen. In der Cuticula der Blattepidermis von Dracaena fanden sich außerdem vereinzelt oder gruppenweise eingestreut auch gelbe, hellgrüne oder grüne Körnchen und Körner [2]).

GARDINER meinte, daß er nach einer sehr sorgfältigen Untersuchung in keinem Fall meine Angaben über das Vorkommen von Chlorophyll in den Membranen habe bestätigen können, und erfreut sich darin der Zustimmung RUSSOW's. SCHIMPER rechnet dieselben zur Kategorie der „wunderbaren Entdeckungen“ und

---

1) Beobachtungen etc. S. 10, 12, 13, 15, 16 und 21.
2) Untersuchungen über Struktur etc. S. 326.

A. Meyer betrachtet sie als Erzeugnisse einer außergewöhnlichen Fantasie.

Daß diese Befunde bisher ganz übersehen worden waren, war auffallend genug, vielmehr aber noch, daß dieselben bei einer eigens darauf gerichteten „sorgfältigen“ Untersuchung nicht bestätigt werden konnten. Man sollte darnach meinen, daß im besten Fall sich vielleicht unter einer sehr großen Anzahl von Präparaten einzelne finden würden, an denen diese Strukturverhältnisse sich nachweisen ließen, und daß die Führung des Nachweises somit bis zu einem gewissen Grade vom Zufall abhängig sei. Auch dies ist nicht der Fall. Ich habe an einer geringen Anzahl frisch angefertigter Schnitte durch die Blattepidermis von Dracaena Draco verschiedenen, mit Untersuchungen tierischer and pflanzlicher Gewebe Vertrauten stets ohne Schwierigkeiten die grün gefärbten umschriebenen oder über mehrere Zellen sich verbreitenden Cutikularabschnitte demonstrieren können (kürzlich noch Herrn Carrington Purvis, B. Sc. aus Edinburg) und wie in anderen Punkten, so haben auch in dieser Beziehung meine späteren Untersuchungen die zuerst gemachten Befunde nur bestätigt und erweitert.

Die bezüglichen Befunde blieben, wie zu erwarten stand, keine vereinzelten, ich fand metamorphosierte grüne Membranabschnitte auch bei anderen Pflanzen [1]), wo sie zum Teil eine solche Ausdehnung erreichen, daß sie auch bei Anwendung von nur mittelstarken Vergrößerungen — ebenso wie die größeren Membranlücken und die Membranneubildung im Innern von Zellen — nur bei der flüchtigsten und oberflächlichsten Untersuchung bisher ganz übersehen werden konnten.

In spärlicher Menge und nur an vereinzelten Stellen finden sich einzeln oder truppweise grüne Körnchen, Körner und Fäden wie grüne flache, homogene oder granulierte Schollen der peripheren Schicht von Baumwollenfasern an — oder derselben eingelagert, in ziemlicher Häufigkeit treten dagegen in veränderten und verdickten Abschnitten der Cuticula der Haare und der Zellen der Epidermis der Blattstiele von Pelargonium nicht bloß grüne Körnchen und Körner, sondern auch umfangreichere Gebilde auf, welche die Chlorophyllkörper zum Teil an Größe sehr beträchtlich übertreffen, die gleiche Färbung wie dieselben und zum Teil auch das gleiche

1) Über Veränderungen der Membranen der Epidermiszellen und Haare von Pelarg. Zon. Jen. Zeitschr. Bd. 18.

Gefüge besitzen. So waren ein Teil der homogenen knotigen, schollen- oder schildförmigen Verdickungen der Cuticula, manche netzförmig differenzierte Erweichungschichten, kleinere und größere körnig-fädige Prominenzen der Cuticula wie auch öfter die verdickten, knopfförmigen Enden isolierter, fädiger Auswachsungen der Cuticula ganz oder teilweise grün gefärbt.

In überraschender Häufigkeit findet sich ferner eine grüne Färbung an homogenen, geschwellten Abschnitten der Cuticula und an den mehr oder weniger umfangreichen, aus solchen Schwellungen wie aus Auswachsungen hervorgegangenen Schichten genetzter oder körnig-fädiger Substanz an den Außenwandungen der Zellen der Blattepidermis von Euphorbia cyparissias und mauritanica und es konnten die grün gefärbten Membranabschnitte bei ihrer zum Teil beträchtlichen Mächtigkeit hier einer weiteren Prüfung rücksichtlich ihres chemischen und physikalischen Verhaltens unterzogen werden. Ein Teil der bezüglichen Befunde wurde bereits in einer früheren Mitteilung veröffentlicht[1]).

1. Verdickungen der Cuticula ohne Verlust ihrer homogenen Beschaffenheit.

An Durchschnitten erscheint die Cuticula bald nur an umschriebenen Stellen verdickt und stärker glänzend, bald erstreckt sich die Verdickung kontinuierlich über mehrere Zellen. Im ersteren Fall treten vereinzelte oder reihenweise über eine oder mehrere Zellen sich hinziehende halbkuglige oder ovale wie stäbchen-, spindel- oder keulenförmige Auftreibungen auf; im anderen Fall erscheint die Cuticula als eine fortlaufende derbe Faser oder als ein schmales Band und erstreckt sich bei häufig etwas wechselndem Durchmesser über die Außenwand einzelner oder mehrerer benachbarter Zellen, mitunter über Reihen von 5—10 derselben. Die verdickten Abschnitte gehen allmählich in benachbarte, nicht verdickte über, oder fallen steiler gegen die letzteren ab. Dickere Schwellungen erreichen den Durchmesser der Außenwand oder übertreffen denselben noch, meist ist aber im letzteren Fall bereits eine körnig-fädige Differenzierung ihrer Substanz eingetreten. Einige Male war die Substanz der verdickten Cuticula sehr schwach

---

1) Über Veränderungen der Außenwand der Epidermiszellen von Euphorbia c., palustr. u. mauritanica. Sitzungsbericht der Jenaischen Gesellsch. für Medizin u. Naturwissensch. 1886.

brechend und dieselbe nur längs ihres äußeren Randes zu einem glänzenden, im Durchschnitt als Faser vortretenden Saum verdichtet.

Ziemlich häufig sieht man an Durchschnitten die verdickte Cuticula nicht bloß mit körnigen und knotigen Prominenzen, sondern auch mit kurzfädigen Auswachsungen besetzt, welche letztere bei dichter Stellung, in ganz ähnlicher Weise wie bei Pelargonium, vielfach untereinander zur Bildung eines netzförmigen Gerüsts verbunden sind, mit ihren Enden aber frei nach außen vorragen. Es kann dabei die Cuticula als solche noch in ihrer ganzen Ausdehnung in Form einer fortlaufenden, den fädigen Besatz tragenden Faser vortreten, oder sie ist nur noch streckenweise kenntlich.

An Flächenansichten läßt sich bei einer und derselben Einstellung, je nach der größeren oder geringeren Konvexität der Außenwandungen, immer nur ein größerer oder geringerer Teil der Membranoberfläche übersehen. Die Schwellungen des Durchschnittsbildes erweisen sich zum großen Teil als Teile von Erweichungsherden, wie ich sie von der gleichen Beschaffenheit, aber häufig in viel größerer Ausdehnung und Mächtigkeit gleichfalls an den Außenwandungen der Epidermiszellen und an den Membranen der Haare von Pelarg. z. angetroffen hatte. Sie erscheinen als runde, ovale oder unregelmäßig begrenzte, mitunter in Fortsätze auslaufende und an ihrem stärkeren Glanz leicht kenntliche Abschnitte der Cuticula, die sich von den angrenzenden, nicht oder nur in geringerem Grade veränderten Abschnitten derselben mehr oder weniger scharf, mitunter durch eine dichtere Randzone abgrenzen. Sie treten bald nur vereinzelt an der Oberfläche der Zellfelder auf, bald sind die letzteren mit ihnen wie bepflastert, sind ganz homogen, oder enthalten bereits einzelne Vakuolen oder neben denselben auch körnige, aus der Differenzierung der Vakuolenwandungen hervorgegangene Substanz. Manche auf den ersten Blick ganz homogen erscheinende Heerde erweisen sich als bereits sehr fein, gleichmäßig und dicht granuliert, und es scheint, daß sich dann die feinkörnige Substanz direkt, ohne vorausgegangene Vakuolisierung aus der anfänglich ganz homogenen Herdsubstanz entwickelt hat.

Die meisten Herde sind ungefärbt, einzelne dagegen ganz licht gelbbraun, andere gelbgrün oder rein und gesättigt grün gefärbt. Eine homogene, gesättigt grüne Schwellung erreichte $^2/_3$ des Höhendurchmessers der unterliegenden Epidermiszelle.

2. Körnig-fädige Differenzierung der verdickten Cuticula.

Sehr häufig ist an Stelle der Cuticula über einzelnen Zellen oder über Gruppen und Reihen derselben körnige, körnig-kurzfädige oder netzförmige Substanz getreten.

An Durchschnitten finden sich hie und da Stellen, wo statt einer fortlaufenden Cuticula kurze oder längere einfache perlschnurartige Reihen glänzender, dicht gestellter, scharf umschriebener Körnchen auftreten, deren Dicke die der kontinuierlichen Cuticula in benachbarten, unveränderten Abschnitten derselben nicht übertrifft. Weit häufiger sind dagegen an Stelle der Cuticula halbmondförmige ovale oder spindelförmige Auflagerungen von körniger, körnig-fädiger oder netzförmiger Substanz auf die Außenwand vereinzelter zahlreicher Zellen getreten, welche die gleiche oder eine beträchtlichere Dicke als die homogenen Schwellungen besitzen. Sie bedecken die Außenwandungen von einzelnen oder von ein paar benachbarten Zellen ganz oder teilweise und finden sich namentlich häufig in den Vertiefungen zwischen benachbarten Zellen und füllen dieselben dann ganz oder teilweise aus. Ausgedehntere, wahrscheinlich aus verschmolzenen Erweichungsherden hervorgegangene Schichten körnig-fädiger Substanz erstrecken sich ebenfalls unter teilweiser oder völliger Ausfüllung der Vertiefungen zwischen den Außenwandungen benachbarter Zellen, kontinuierlich oder mit nur geringen Unterbrechungen über ganze Zellreihen, bilden Bänder, die Reihen von 5—30 und mehr Zellen überziehen, und deren an verschiedenen Stellen wechselnde Dicke die der Außenwandungen häufig mehr oder weniger beträchtlich übertrifft.

Entsprechend dem Befund von Durchschnitten zeigt sich bei Flächenansichten, daß bald nur im Bereiche der rinnenartigen, den Zellgrenzen entlang verlaufenden Vertiefungen sich an Stelle der Cuticula körnig-fädige, in Form glänzender, schmaler oder breiterer, nicht scharf begrenzter Leisten vortretende Substanz findet und die Rinnen ganz oder teilweise ausfüllt, oder daß die körnig-fädige Substanz auch die Oberfläche der von den Rinnen abgegrenzten Felder teilweise oder vollständig bedeckt. Andere Male sind die Rinnen frei und die Auflagerungen auf die mittleren Abschnitte der Felder beschränkt. Beträchtliche Dickendifferenzen der körnig-fädigen Cutikularschichten lassen sich auch an Flächenbildern beim Wechsel der Einstellung leicht nachweisen. Es kann

durch Ausfüllung der Rinnen die Membranoberfläche geebnet werden oder im Bereiche der Rinnen die körnig-fädige Masse das Niveau der Oberfläche der betreffenden Außenwände noch überragen, oder umgekehrt die Dicke der körnig-fädigen Schicht in den mittleren Partien der Felder eine beträchtlichere werden.

Nach der Beschaffenheit ihrer Formelemente zeigen die körnig-fädigen Schichten ein etwas wechselndes Verhalten. Sie bestehen meist aus dicht gestellten, derberen und feinen, mehr oder weniger glänzenden Körnchen und aus sehr kurzen, mit den letzteren vielfach, bald zur Bildung engmaschiger Netze, bald, häufig unter zickzackförmigem Verlauf, zu einem Reiserwerk verbundenen kurzen Fäden. In Betreff der Körnchen muß es vielfach dahingestellt bleiben, inwieweit es sich um solche oder um Fadendurchschnitte handelt. Mitunter schließen etwas derbere Körnchen und die mit ihnen zusammenhängenden Fäden relativ weite Lücken ein und dieselben werden dann ausgefüllt durch eine überaus blasse und zarte, feinkörnig-kurzfädige Substanz; andere Male enthalten die Schichten auch vereinzelt eingelagerte glänzende Körner oder derbere und längere Fäden, die bald parallel neben- oder übereinander verlaufen, bald sich überschneiden oder miteinander unter Bildung knotiger Verdickungen verbinden. In dünneren Schichten verlaufen diese Fäden meist in der Membranoberfläche mehr oder weniger parallelen Ebenen, in dickeren Schichten auch schräg oder senkrecht zur Oberfläche.

Der Kontur der Schichten an Durchschnitten ist sehr häufig ein glatter, gleichmäßig und geradlinig oder bogenförmig fortlaufender und wird mitunter durch die homogene, frei vortretende Grundsubstanz gebildet, in welche die Formelemente eingebettet sind, häufiger durch die letzteren selbst. Im letzteren Fall ist er entweder kontinuierlich fädig, oder es wird der im Durchschnitt gerade vortretende begrenzende, fortlaufende Faden oder die zu einem solchen vereinigten Fadenstücke durch einzelne Körnchen, resp. Fadendurchschnitte, oder durch Reihen derselben unterbrochen. Andere Male wird der Kontur unregelmäßig durch mehr oder weniger tiefe Einkerbungen, durch buckelförmige Vorragungen oder durch einzelne, frei nach außen vorragende ausgewachsene Fäden und Fasern.

Die Abgrenzung der körnig-fädigen Schichten von der benachbarten, unveränderten oder nur verdickten Cuticula ist bei Flächenansichten häufig keine scharfe, indem vielfach einzelne Körnchen, Gruppen und Reihen von solchen oder Streifen der

körnig-fädigen Substanz in die benachbarten Cutikularabschnitte ausgreifen; in den letzteren treten außerdem häufig kleinere Herde erweichter, noch homogener oder sich bereits zu Körnchen und Fäden differenzierender Substanz auf, die mit den ersteren, in ihrer ganzen Ausdednung und Dicke differenzierten, zusammenhängen. An Durchschnitten sieht man an der Grenze der Schichten ihre Körnchen und Fäden meist unmittelbar an die nicht veränderte oder nur verdickte Cuticula stoßen, mit der sie durch sehr geringe Mengen einer schwach brechenden Zwischensubstanz verbunden sind, oder es scheint an der Uebergangsstelle die etwas verdickte Cuticula sich zu Körnchenreihen aufzulösen, oder in 2 oder mehr Fäden zu spalten, die in die Schichten einstrahlen. In ganz entsprechender Weise sieht man an Flächenansichten die aus der Substanz von Erweichungsherden differenzierten Fäden am Umfang der letzteren in die Substanz der den Herd begrenzenden Cuticula auslaufen.

Wie die homogenen Schwellungen, so zeigen auch häufig die körnig-fädigen Schichten teilweise oder in ihrer ganzen Ausdehnung eine gelbliche, gelbgrüne oder eine rein und gesättigt grüne Färbung von vollkommen demselben Farbenton wie die der Chlorophyllkörper (Taf. I, Fig. 1—5 u. Fig. 7). Gelbe Färbungen treten meist nur in beschränkter Ausdehnung und an Stellen auf, wo die wenig verdickte Cuticula sich zu einer einfachen Lage von Körnern und Körnchen oder zu einer dünnen Schicht von solchen gesondert hat. Die zwischen den Körnern und Körnchen befindliche helle Substanz war ungefärbt geblieben. Die gelbgrüne oder rein grüne Färbung findet sich dagegen sowohl an Schichten von beschränkterer Ausdehnung, als an solchen, die sich über Reihen von 3—6 und mehr Zellen hinziehen, betrifft dieselben teilweise oder in ihrer ganzen Ausdehnung. Die grüne Färbung haftet meist ebenfalls nur an den geformten Teilen, den Körnchen, Körnern und Fäden, etwas größere Lücken zwischen denselben erscheinen ganz ungefärbt, während einzelne gefärbte Fäden von den gefärbten Abschnitten in die anstoßenden ungefärbten eindringen, wie auch vielfach innerhalb sonst ungefärbter Schichten sich ganz vereinzelt oder zu kleinen Gruppen vereinigt grüne Körnchen finden. Einige Male waren dagegen nicht bloß die geformten Teile, sondern gleichzeitig auch die Zwischensubstanz deutlich gefärbt, wie sich namentlich deutlich an Durchschnitten durch Schichten zeigte, deren Begrenzung nicht durch

Körnchen und Fäden, sondern durch eine schmale Zone vollkommen homogener grüner Substanz gebildet wurde.

Noch auffallender als die Schichten körnig-fädiger Substanz auf den Außenwandungen sind die umschriebenen, gleichfalls durch die erstere gebildeten Hervorragungen. Schon die unveränderte oder nur geschwellte, aber noch homogene Cuticula ist mitunter mit vereinzelten oder zahlreicheren und dichter gestellten körnigen, fädigen, knotigen oder warzenförmigen Vorragungen besetzt oder mit glänzenden, runden, wie die ersteren mitunter gelb oder grün gefärbten Gebilden. Ziemlich häufig treten aber umschriebene, umfangreichere Prominenzen auf, die nach Form und Größe ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten zeigen, bald flacher gewölbte Buckel darstellen, bald steiler ansteigend eine papillenartige Form besitzen. Ihr Höhendurchmesser übertrifft häufig den der zugehörigen Epidermiszellen und mit ihrer Basis sitzen sie bald nur einem Teil der Oberfläche der Außenwand einer Zelle oder der zweier benachbarter Zellen auf, bald der Oberfläche der Außenwand von einer oder von 2—3 benachbarten Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung. In ihrer Umgebung ist die Cuticula bald unverändert, bald nur verdickt oder gleichfalls körnig-fädig.

Bezüglich ihrer Konturen und der Beschaffenheit ihrer Formelemente zeigen die umschriebenen Anhäufungen körnig-fädiger Substanz die gleichen Verschiedenheiten wie die schichtweise auftretenden, sind häufig teilweise oder ganz grün gefärbt, schließen andere Male nur vereinzelte grüne Körnchen und ungefärbte oder grüne homogene oder granulierte Körner ein, enthalten aber verhältnismäßig häufig, wie auch mitunter die schichtweise auftretende körnig-fädige Substanz, ziemlich scharf konturierte runde, ovale oder schmalspindelförmige Gebilde, die den Durchmesser stärkerer Netzknotenpunkte besitzen oder noch übertreffen, meist ungefärbt, zum Teil aber blaß oder gesättigt grün gefärbt sind. Durch Behandlung mit Jod nehmen sie, die grünen nach vorgängiger Entfärbung durch Alkohol, eine braune Färbung ein.

Stärkekörner oder Körnchen fanden sich weder in homogenen Schwellungen, noch in körnig-fädig differenzierten.

Manche der Schichten und Prominenzen enthalten statt der grünen licht- oder dunkelbraune, mitunter auch glänzend rotbraune Körnchen, Körner und Fäden bald nur vereinzelt oder in Gruppen und streifigen Zügen, bald bestehen sie ganz oder in ihrer größten Ausdehnung aus denselben (Taf. I, Fig. 6). Auch die grünen

Schichten und Prominenzen schließen häufig vereinzelte braune oder rotbraune Körner und Körnchen ein, die letzteren mitunter in größerer Zahl, so daß sie ein schmutzig olivengrünes Aussehen erhalten. Daß die braune Färbung eine Folge der Einwirkung des stark sauren Saftes der Blätter auf grüne Cutikularmassen sein kann, läßt sich nicht in Abrede stellen; diese Deutung ist aber unzulässig, wenn die gleiche braune Färbung vereinzelte oder in streifigen Anhäufungen in den letzteren eingeschlossene Körnchen betrifft. Vereinzelte Schichten enthalten braunschwarzes oder fast rein schwarzes, feinkörniges Pigment.

Die beschriebenen Veränderungen der Cuticula trifft man bald verteilt an verschiedenen Stellen der Blattober- oder Unterfläche, bald gehen mehr und weniger veränderte Abschnitte kontinuierlich ineinander über. Die braunen und grünen Färbungen der körnig-fädigen Substanz finden sich sowohl an der Ober-, als an der Unterseite der Blätter.

Werden Schnitte durch getrocknete, übereinander geklebte Blätter in Wasser gebracht und dann untersucht, so zeigt sich, daß die Zahl der körnig-fädigen Schichten und Prominenzen eine auffallend geringe ist, man trifft meist nur einzelne knospige oder spindelförmige, zum Teil grün gefärbte, homogene oder körnig-fädige Schwellungen, aber fast gar keine dickeren, ausgedehnteren, über eine Reihe von Zellen sich erstreckende Schichten. Die letzteren haben sich bei der Aufquellung der Schnitte meist abgelöst und man sieht Schollen, welche treue Abdrücke der Außenwandungen einzelner, mehrerer oder ganzer Gruppen von 1—12 Epidermiszellen darstellen, eine konkave Innen- und eine konvexe Außenfläche besitzen, in ziemlicher Anzahl frei in der Zusatzflüssigkeit herumschwimmen. Manche sind nur teilweise abgelöst und haften zum Teil noch der Außenwandung an oder sie sind einseitig mit der angrenzenden, nicht oder wenig veränderten Cuticula in Verbindung geblieben. Die gleichen Ablösungen finden statt nach Behandlung der trockenen Schnitte mit Terpentinöl. An den abgelösten Lamellen tritt infolge ihrer Aufhellung an Flächenansichten die fädig-körnige Struktur nur als eine sehr blasse hervor, sehr deutlich dagegen bei der Profilansicht. Ob die Aufhellung der Lamellen und das Verblassen ihrer Formelemente ausschließlich Folge ihrer Tränkung mit Terpentinöl ist, oder zum Teil auch davon, daß mikroskopisch nicht wahrnehmbare Teilchen von in Terpentinöl löslichen Substanzen in die Lamellen eingelagert waren, muß dahingestellt bleiben. Mitunter treten Ablösungen schon ein,

wenn die Schnitte von frischen Blättern aus 1proz. Zuckerlösung in Glycerin übertragen worden sind; aus der Kontinuität grüner Schichten ausgelöste, aber an der einen Seite kontinuierlich in die letzteren auslaufende, längs ihres äußeren Randes durch einen fortlaufenden glatten Kontur begrenzte Streifen oder Bänder grüner, feinkörnig-fädiger Substanz flottieren mitunter frei über den Außenwandungen von 3—5 und mehr Zellen und es läßt sich die Stelle deutlich unterscheiden, wo ihr freies Ende sich aus der zugehörigen Cutikularschicht abgelöst hat. Der flottierende, ausgelöste Teil der Schicht paßt genau in die durch die Auslösung entstandene Lücke.

Ganz analoge Veränderungen der Cuticula wie an den Blättern von Euphorbia c. finden sich an denen von E. palustris und mauritanica, deren Blätter außerdem wegen ihrer beträchtlichen Größe zur Untersuchung sehr geeignet sind.

Außer der Cuticula zeigten in einigen Fällen auch die Außenwandungen eine Beschaffenheit, die auf den Eintritt ähnlicher Veränderungen wie in der ersteren hinwies. Dieselbe hatte an Stellen, wo die Cuticula verdickt oder auch körnig-fädig differenziert war, unter Verlust ihres Glanzes mitunter in ihren ganzen Dicke oder nur in ihrem mittleren oder äußeren Abschnitt eine dicht und fein granulierte oder eine netzförmige Beschaffenheit angenommen und war gleichzeitig in ein paar Fällen grün oder braun gefärbt. Die veränderten Abschnitte gehen bald allmählich in benachbarte unveränderte über, bald sind sie ziemlich scharf umschrieben und machen den Eindruck von in die Außenwand eingesprengten gefärbten Knoten; einmal war gleichzeitig im Bereiche eines solchen die Außenwand verdickt, so daß sie nach außen buckelförmig vorgetrieben erschien.

Es treten ferner hie und da zwischen Außenwand und verdickter Cuticula spaltförmige, von heller, schwachbrechender, homogener oder sehr blaß körnig-fädiger Substanz erfüllte Räume auf, und einige Male hatte sich aus dem peripheren geschwellten Abschnitt der Außenwand eine Lage körnig-fädiger Substanz entwickelt, die von der abgehobenen Cuticula nur noch zum Teil überdacht wurde, zum Theil dagegen ganz frei nach außen vortrat. Andere Male bildete eine umschriebene Schwellung der peripheren Schicht der Außenwand einen nach außen prominierenden homogenen Buckel, auf dessen Anfangsteil sich gleichfalls die Cuticula als deutlich unterscheidbarer Überzug noch fortsetzte, um dann ganz mit seiner Substanz zu verschmelzen. In der Regel ist dagegen an den Schwellungen wie an den Auswachsungen nur die Cuticula beteiligt.

Mitunter kommt es auch vor, daß unmittelbar unter der Cuticula ein ihr ähnlicher, glänzender, faseriger oder körniger Kontur hinzieht, wenn die äußerste Schicht der Außenwand sich verdichtet hat. Man überzeugt sich leicht, daß dies der Fall, bei weiterer Verfolgung des zweiten, inneren Konturs bis zu seinem Verschwinden in den benachbarten Membranabschnitten. Ganz ähnliche Verdichtungen der äußersten Schicht der Außenwand sind von mir früher in der Epidermis der Blattstiele von Pelargonium Z. beobachtet worden.

Die gleiche grüne oder gelb-dunkelbraune Färbung wie die Cutikularschichten zeigt mitunter auch der protoplasmatische Inhalt der Epidermiszellen ganz oder teilweise (Taf. I, Fig. 5), und wie in den ersteren finden sich auch hier in manchen Zellen innerhalb grüner Protoplasmaschichten [1]) braune Körnchen und Körner nur vereinzelt eingelagert.

---

1) Auf das Vorkommen von vereinzelten grünen Fäden, Körnchen und Körnern, wie von grünen Netzstreifen und Schichten, die kontinuierlich mit den umgebenden ungefärbten Protoplasmanetzen zusammenhängen, habe ich bereits wiederholt aufmerksam gemacht (Epidermis- und Mesophyllzellen von Rhododendron, Aloe, Sanseviera c., Blattepidermis von Tulipa. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch., Bd. 18, S. 655); dafs aber A. Meyer bei seinen auf Erforschung des Chlorophyllkorns gerichteten, leider ganz unfruchtbaren Bestrebungen nichts davon wahrgenommen, sondern behauptet, dafs überall scharf begrenzte „Trophoplasten“ Träger des Chlorophylls seien, ist nicht zu verwundern, da er auch an den Chlorophyllkörpern nichts neues, sondern nur eine farblose Grundmasse und in derselben grüne Körner oder Kugeln, also mit anderen Worten nur eine körnige Beschaffenheit der Chlorophyllkörper wahrgenommen hat, die schon früheren Beobachtern aufgefallen und ganz bekannt war. Dafs aber die Körnchen sehr häufig nur die Durchschnitte feiner Fäden oder bei etwas gröfserer Derbheit die Knotenpunkte bezeichnen, in welchen die Fäden sich vereinigen, können auch sehr mittelmäfsige Beobachter wahrnehmen, da sich in Chlorophyllkörpern mit sehr engmaschigen Netzen auch Stellen finden, wo die Maschen weiter und die sie einschliefsenden Septen etwas derber und deutlicher zu unterscheiden sind, wie in den Chlorophyllkörpern der Blätter von Dracaena und Sanseviera c. Dafs ferner der Farbstoff nicht blofs an den Körnchen (den Körnern oder Kugeln Meyer's) haftet, sondern ebenso an den Netzfäden, zeigen neben den Befunden von vereinzelten grünen Körnchen und Fäden im Zellinnern auch die von grünen, relativ weiten, ganz farblose Maschen einschliefsenden Septen, von einzelnen gefärbten, vom Umfang des Chlorophyllkorns abtretenden und in die umgebenden Protoplasmanetze eingreifenden Fäden, wie auch das Vorkommen von grauen Lücken

An feinen Durchschnitten sieht man an einzelnen Epidermis- und Mesophyllzellen Membranlücken, die teils leer sind, teils körnig-fädiges Protoplasma enthalten. An Schnitten durch getrocknete Blätter kommen außerdem rein quere Brüche vor, die nicht mit präformierten Lücken zu verwechseln sind und sich durch ihre scharfrandige Begrenzung wie dadurch auszeichnen, daß sich die Bruchenden häufig etwas gegeneinander verschoben haben, mitunter so weit, daß das Ende des einen Bruchstücks ganz über dem des anderen liegt.

Färbungen und Reaktionen der Membranen und ihrer veränderten, ungefärbten Abschnitte.

Im *Hanstein'schen* alkoholischen *Anilingemisch* färben sich die Schwellungen und die körnig-fädigen Schichten der Cuticula hell- bis dunkelviolett, aber nicht immer vollständig.

---

im Innern der Chlorophyllkörper von Aloe arboresc., die ganz von ungefärbten Netzteilen durchsetzt werden, die mit den umgebenden gefärbten zusammenhängen.

Auch Schimper (Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsh. Jahrb., Bd. 16) behauptet, es sei als eine vollständig feststehende Thatsache zu betrachten, dafs der Chlorophyllfarbstoff nie aufserhalb der Chromatophoren auftritt, und er behauptet ohne irgend welche weitere Begründung, dafs die grünen Kugeln Meyer's keine soliden Gebilde, sondern von einer grünlichen, zähflüssigen Substanz erfüllte Vakuolen sind. Es sollen ferner diese Kugeln nicht durch Fasern netzartig verbunden sein, da in flachen, scheibenförmigen „Chloroplasten", wo sie in einfacher Schicht nebeneinander liegen, dieselben nicht den Querschnittt von Fasern darstellen, sondern wirklich Kugelgestalt besitzen. Nun folgt ja aus dem Nachweise, dafs in sehr vielen Fällen die Körnchen nur die Knotenpunkte von Netzen oder die Durchschnitte einzelner Netzfäden sind, keineswegs, dafs dies immer der Fall sein müsste, ebenso wenig läfst sich aber selbstverständlich aus den Fällen, wo nur Körnchen oder Körner in den Chlorophyllkörpern nachweisbar sind, folgern, dafs die letzteren überall die gleiche Beschaffenheit besitzen. Nach Schimper ist Pringsheim der erste, welcher den netzförmigen Bau der Chlorophyllkörper beschrieben hat; die bezügliche Mitteilung Pringsheim's ist in dem Monatsbericht der Berliner Akademie vom 13. Nov. 1879 enthalten, die meinige dagegen im Sitzungsbericht der Jenaisch. med.-naturwiss. Gesellschaft vom 21. Februar 1879 und bezieht sich vorwiegend auf frische und unter Anwendung indifferenter Zusatzflüssigkeiten untersuchte Objekte.

In *Alaunkarmin* werden im Verlaufe von $^1/_4$ Stunde nur die Zellmembranen und einzelne Kerne gefärbt, und erst nach längerem Liegen der Schnitte in der Lösung nehmen auch die Schwellungen und die körnig-fädigen Cutikularschichten ganz oder theilweise eine licht- oder dunkelviolette Färbung an.

Nach zweistündigem Verweilen der Schnitte in *Boraxkarmin* sind die Zellmembranen gar nicht, in den Zellen meist nur die Kerne lebhaft gefärbt, das Protoplasma wenig oder gar nicht. Die körnig-fädigen Schichten sind zum Teil gar nicht, zum Teil blaß oder dunkel, ebenso dunkel wie die Kerne gefärbt. Nach vorgängiger Alkoholbehandlung werden auch die grünen Cutikularschichten rot gefärbt. Ein ähnliches Verhalten zeigten die Schnitte nach Behandlung mit *Lithionkarmin* und salzsäurehaltigem Alkohol, nur traten innerhalb der rosa gefärbten Cutikularschichten die in dieselben eingelagerten runden oder nur unregelmäßig begrenzten Körner durch ihre lebhaft rote Färbung auffallend hervor.

Durch *Chlorzinkjod* werden die Cuticula und die geschwellten wie die körnig-fädigen Abschnitte derselben gelb—gelbbraun gefärbt, grüne Cutikularschichten dunkelbraun; die Chlorophyllkörper werden gleichfalls braun oddr braungrün gefärbt. Die Außenwandungen der Epidermiszellen bleiben ungefärbt oder werden blaßgelb, hie und da, wie auch die Wandungen der Zellen des Mesophylls, blaß blau gefärbt. An Stellen, wo unmittelbar unter der Cuticula die Außenwand ein körniges oder körnig-fädiges Gefüge zeigt, hat sie eine lebhaft gelbe oder rotbraune Färbung angenommen und erscheint dann von der Cuticula bald deutlich gesondert, bald ist sie, wenn die letztere beträchtlicher geschwellt und körnig-fädig differenziert ist, mit ihr verschmolzen, so daß die Grenze der Außenwand nicht mehr zu bestimmen ist.

Durch Behandlung mit *Jod* und *Schwefelsäure* werden nur die Membranen der Zellen des Mesophylls blau gefärbt.

Konzentrierte Schwefelsäure ruft in den veränderten Abschnitten der Cuticula, je nach Beschaffenheit derselben, verschiedene Veränderungen hervor.

1) Homogene und glänzende Körner, Kugeln, knotige Gebilde, wie im Durchschnitt bandartige, homogene, glänzende Schwellungen der Cuticula quellen ziemlich stark und werden entsprechend blasser, ohne ihr homogenes Aussehen zu verlieren. Nur ausnahmsweise nehmen sie nach der Quellung eine fein granulierte Beschaffenheit an.

2) Körnig-fädige Schichten zeigten ein wechselndes Verhalten.

a) Schichten mit glänzenden Stromateilen quellen stark, und die letzteren verschmelzen zu kugel- und wurstförmigen Gebilden, die nach vorgängiger Jodbehandlung zum Teil nur schwach violette Färbung annehmen.

b) Undeutlich granulierte, mattglänzende Massen quellen wenig oder nicht, hellen sich auf, und ihre Körnchen oder neben denselben auch sehr feine, blasse und kurze, mit den letzteren zusammenhängende Fädchen treten deutlicher vor.

c) Dunkle, trübe, körnig-fädige Schichten mit nicht glänzenden Stromateilen quellen meist nur in geringem Grade, verblassen, hellen sich auf und ihre Formelemente erscheinen zarter als vorher, treten aber mitunter, infolge der größeren Durchsichtigkeit der ganzen Schichten, deutlicher hervor. Einmal wurde eine solche Schicht erst ganz homogen, ließ aber nachher wieder eine zartere, blassere, feinkörnig-fädige Struktur erkennen.

Wenn innerhalb trüber körnig-fädiger Schichten glänzende Körner und größere glänzende Körper eingeschlossen sind, verschmelzen dieselben unter stärkerem Aufquellen meist untereinander, lösen sich zum Teil ab und schwimmen fort unter Zurücklassung der Substanz, in welche sie eingebettet waren, oder die letztere wird gleichfalls homogen und verschmilzt mit ihnen zur Bildung größerer, homogener, sich abrundender Massen.

Xanthoproteinsäurereaktion. Werden Schnitte für ein paar Minuten der Einwirkung rauchender Salpetersäure von 0,5 spezif. Gewicht ausgesetzt, mit Wasser abgespült und dann mit Ammoniak behandelt, so färben sich die Chlorophyllkörper gelb—gelbbraun, das Protoplasma blaßgelb bis safrangelb, die Gefäßwandungen lebhaft safrangelb oder orange. Die Membranen der Parenchym- und die der Epidermiszellen zeigen meist keine oder nur eine sehr schwach gelbe Färbung, die an den letzteren noch häufiger eintritt als an den ersteren und an den Außenwandungen ziemlich regelmäßig im Bereiche ihrer äußeren Schicht, wenn dieselbe eine granulierte Beschaffenheit besitzt. Sowohl die unveränderte oder nur wenig verdickte Cuticula als die beträchtlicheren Schwellungen derselben

und die körnig-fädigen Schichten sind fast überall mehr oder weniger intensiv gelb, zum Teil ebenso stark wie die Gefäßwandungen gefärbt. Im Bereiche der körnig-fädigen Abschnitte der Cuticula sind bald nur die Körnchen und Fäden gefärbt, die Zwischensubstanz nicht oder nur ganz schwach, bald betrifft die Färbung gleichmäßig die letztere und die geformten Teile.

Benutzt man nicht rauchende, sogen. konzentrierte Salpetersäure von 1,18 spez. Gewicht, so tritt Gelbfärbung nach Ammoniakzusatz in der bezeichneten Ausdehnung nur dann ein, wenn die Säure mit den Schnitten erwärmt worden ist.

Bleiben Schnitte von getrockneten Blättern 10 Minuten lang der Einwirkung rauchender Salpetersäure ausgesetzt, so werden bei nachträglicher Behandlung mit Ammoniak die Membranen in der ganzen Ausdehnung des Schnitts meist safrangelb—orange gefärbt am dunkelsten, gesättigt braun, die Gefäße. Die Cuticula und ihre veränderten Abschnitte färben sich bald gesättigt gelb, bald orange und nur an vereinzelten Stellen blaßgelb.

Raspail'sche Reaktion. Wenn Schnitte von getrockneten Blättern 24 Stunden in ziemlich konzentrierte Zuckersolution gelegt und dann mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt werden, so nimmt nicht bloß der Zellinhalt, sonden auch die Cuticula samt ihren veränderten Abschnitten eine blasse bis gesättigt violette Färbung an; einige Male waren auch die sehr gequollenen Außenwandungen der Epidermiszellen blaß violett und die Gefäßwandungen schmutzigbraun—violett gefärbt.

In ganz analoger Weise wie die Membranen der Blattepidermis, das Mesophyll und die Gefäßwände bei Euphorbia verhalten sich bezüglich der Xanthoproteinsäure- und der Raspail'schen Reaktion die Membranen der Zellen der entsprechenden Gewebe bei einer Anzahl anderer Pflanzen [1]), es gestatten aber die bezüglichen Befunde ohne weiteres nicht den Schluß auf das Vorhandensein von Eiweiß, so lange die Gegenwart von anderen, die gleichen Farbenreaktionen darbietenden Körpern nicht ausgeschlossen werden kann. Wenn dagegen die Färbung bei der Xanthoproteinsäurereaktion an der Membran zugehörigen Teilen von protoplasmatischer Beschaffenheit haftet, weist ihr Eintritt auf die Gegenwart von Eiweißkörpern oder Spaltungsprodukten derselben hin. Als in dieser Beziehung bemerkenswert habe ich den Umstand hervorgehoben,

---

1) Anatomischer Anzeiger, II. Jahrgang, 1887, No. 10.

daß in den Membranen der Zellen des Knollenparenchyms von Cyclamen europ. die Gelbfärbung vorwiegend an den Fadennetzen der Mittellamelle haftete. Durch Behandlung unveränderter Schnitte mit Salpetersäure und Ammoniak färben sich nur die Gefäßwände safrangelb bis orange, die Membranen der Parenchymzellen in größerer oder geringerer Ausdehnung dagegen überhaupt erst nach vorgängiger mehrstündiger Behandlung der Schnitte mit Ätzkalisolution. In derberen und stärker gequollenen Membranen, namentlich denen des Rindenparenchyms, tritt dann ziemlich häufig die sonst nur stellenweise zu unterscheidende Mittellamelle als ein die Membran durchziehendes Fadengerüst nicht blaß sehr deutlich hervor, sondern es haben auch die Fäden derselben in größerer oder geringerer Ausdehnung eine gesättigt gelbe Färbung angenommen (Taf. III, Fig. 13—16). Die Membran wird dann bald nur von einem einzigen axialen, mitunter mit Körnchen oder knotigen Auftreibungen besetzten gelben Faden oder Strang durchzogen, der sich von einem Intercellularraum zum anderen erstreckt, resp. in gleichfalls gefärbtes intercellulares Protoplasma ausläuft, oder statt eines einzigen Fadens finden sich deren 2 oder mehrere netzförmige Verbindungen eingehende (Fig. 15 u. 16). Die Fäden sind bald nur streckenweise, namentlich in der Nähe von intercellularem Protoplasma, bald in ihrer ganzen Länge gefärbt; auf den Abbildungen sind die gelb gefärbten Fäden dunkel gezeichnet, die ungefärbten blaß. Statt der Fäden oder neben denselben treten hie und da Reihen ungefärbter oder gelber Körnchen, resp. Fadendurchschnitte auf. Der Eintritt einer lebhaften Färbung war mithin hier gebunden an Formelemente, die entweder noch ihre ursprüngliche protoplasmatische Beschaffenheit bewahrt haben oder Spaltungsprodukte der Eiweißkörper einschließen, welche die gleiche Farbenreaktion geben wie die letzteren selbst, während im übrigen die Substanz der Membranen entweder ganz ungefärbt geblieben war oder eine blassere Färbung als die Mittellamelle angenommen hatte.

Auch bei Dracaena Draco[1]) haftet die gelbe Färbung im Bereiche der Mittellamellen der Seiten- und Querwände der Blatt-

1) Die die Wand der Sklerenchymzellen durchsetzenden Porenkanäle zeigen nach Behandlung der Schnitte mit Salpetersäure und Ammoniak mitunter eine sehr zarte, verdichtete Wandschicht, welche die Kanallichtung in ihrer ganzen Länge oder teilweise, mitunter auch nur einseitig umschliefst und im optischen Längsschnitt des Kanals in Form von 2 feinen, etwas glänzenden, die Kanallichtung be-

epidermis und ebenso innerhalb der körnig-fädigen Schicht der Außenwand an den Teilen der fädigen Gerüste, die hier vielfach, auch in der völlig entwickelten Membran, mit intracellularen Protoplasmafäden und Strängen zusammenhängen.

Es fallen ferner an mit Liq. Kali caustic. behandelten Schnitten aus dem Knollenparenchym von Cyclamen nach Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak ganz solide oder nur noch einen kleinen Hohlraum einschließende Intercellularen durch ihre gesättigt safrangelbe Färbung auf, während die Membranen in der Umgebung eine viel blassergelbe Färbung angenommen haben; am intensivsten ist die Gelbfärbung im Bereiche der jüngsten, die zentralen Abschnitte der Intercellularen erfüllenden Celluloseablagerungen, in welchen häufig noch die protoplasmatischen Einflüsse unterschieden werden können, und blaßt von da nach außen allmählich ab, so daß es den Anschein gewinnt, als sei gleichzeitig mit zunehmender Ablagerung von Cellulose ein Teil der die Reaktion bedingenden Substanz zu Grunde gegangen. Aus dem Ausbleiben der gelben Färbung kann aber nicht ohne weiteres auf die Abwesenheit der letzteren geschlossen werden, da eine Gelbfärbung mancher Membranen erst eintritt oder, wenn sie vorhanden war, stärker wird, wenn das Eindringen der Säure durch Trocknen oder Gefrierenlassen der Schnitte oder durch vorgängige Behandlung derselben mit Liq. Kali caustic. begünstigt wird.

Darüber, ob die die Gelb- oder Orangefärbung bewirkende Substanz lebendem Protoplasma angehörte oder Spaltungsprodukten von Eiweißkörpern, kann selbstverständlich die Reaktion selbst keinen Aufschluß erteilen, dagegen hatte ich aus verschiedenen anderweitigen Beobachtungen geschlossen, daß das erstere der Fall sei, so aus den Zusammenhängen von intracellularen mit (anscheinend gleichbeschaffenen) intramembranösen Netzgerüsten, aus dem Auftreten von Chlorophyll in Membranen in Form umschriebenen Körner oder größerer Massen von protoplasmatischem Gefüge, und namentlich aus den Beobachtungen über Bildung, Umbildung und Rückbildung geformter Teile an geschwellten Abschnitten der Epidermis der Blattstiele von Pelargonium, Vorgänge, die sich in ganz derselben Weise und an ganz entsprechenden Teilen voll-

---

grenzenden Linien vortritt, oder als eine nur einseitig dieselbe einfassende Linie. Manche Sklerenchymfasern besitzen eine besondere, sehr zarte, die Faserlichtung unmittelbar begrenzende Membranlamelle, die sich mitunter direkt in die Auskleidung der Porenkanäle fortsetzt.

ziehen wie im Innern von Zellen und wie innerhalb der letzteren in ihrem Ablauf durch die Einwirkung induzierter Ströme beschleunigt werden.

An einer großen Anzahl Pflanzen hat in letzter Zeit Krasser[1]) Meristem- und Dauergewebe auf den Gehalt der Membranen an Eiweiß mittels der Millon'schen und der von ihm eingeführten Alloxanreaktion geprüft und ist zu dem Resultat gekommen, daß sich in jeder Art von lebendem Gewebe in der Zellhaut Eiweiß nachweisen läßt, das nach den positiven Ergebnissen der mit der Löw-Bokorni'schen Silberlösung angestellten Versuche lebendem Protoplasma angehört.

Übersicht der Befunde.

Die Befunde von Durchschnitts- und Flächenansichten haben ergeben, daß die Cuticula an vielen Stellen bald nur verdickt und mit einzelnen körnigen, knotigen oder warzenförmigen Auftreibungen, hie und da auch mit kurzfädigen Auswachsungen besetzt, bald in geringerer oder größerer Ausdehnung beträchtlicher geschwellt und erweicht ist. Aus der Substanz der Erweichungsherde differenzieren sich feine Körnchen und Fäden, die vielfach, mitunter unter Bildung sehr engmaschiger Netze untereinander zusammenhängen, ferner derbere und längere, parallele oder sich durchkreuzende, oder zu einem Gerüst verbundene Fäden sowie glänzende Körner. Mitunter geht der Bildung der geformten Bestandteile die von Vakuolen voraus. Es entstehen auf diese Weise sowohl umschriebenere Lagen körnig-fädiger Substanz über einzelnen Außenwandungen als kontinuierliche, aus verschmolzenen Erweichungsherden hervorgegangene, über eine größere Zahl von Zellen sich erstreckende Schichten und es laufen die ersteren wie die letzteren unter allmählicher Dickenabnahme oder unter steilerem Abfall in die angrenzende, nicht veränderte oder nur etwas verdickte Cuticula aus. Daneben finden sich auch umschriebene, in Form von Buckeln oder Papillen über das Niveau der Außenwandungen stark prominierende Anhäufungen körnig-fädiger Substanz, die kleineren gehen gleichfalls aus Differenzierung homogener, umschriebener Schwellungen hervor, in betreff der größten muß es

3) Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweifs in der pflanzl. Zellhaut etc. Sitzungsberichte d. Wiener Akademie d. W. Bd. XCIV, 1. Abt. 1886.

dahin gestellt bleiben, da ihnen an Höhe gleichkommende Schwellungen nicht beobachtet werden. Es bleibt dabei die Möglichkeit zu berücksichtigen, daß körnig-fädige, aus homogenen Schwellungen hervorgegangene Prominenzen sich nachträglich durch fädige Auswachsungen vergrößern, wie sie mitunter längs ihres Konturs auftreten, oder daß die Größenzunahme unter Bildung nach außen frei vortretenden, homogenen Plasmas erfolgt, aus dem sich dann neue geformte Teile differenzieren und mit den bereits vorhandenen verschmelzen. In letzterer Beziehung ist der an manchen grünen Schichten gemachte Befund bemerkenswert, daß ihre Begrenzung im Durchschnitt nicht durch Fäden oder Körnchen, sondern durch eine schmale Schicht frei vortretender, homogener, grüner Substanz gebildet wurde und daß an Durchschnitten ungefärbter Schichten einige Male längs ihres Konturs vortretende runde, helle, homogene, tropfenartige Gebilde beobachtet wurden.

Nur in seltenen Fällen wird die Cuticula abgehoben und erfährt Unterbrechungen ihrer Kontinuität durch Anhäufungen körnig-fädiger Substanz, welche sich aus umschriebenen Schwellungen der peripheren Schicht der Außenwand entwickelt haben.

Kleinere homogene Schwellungen und aus ihnen hervorgegangene Anhäufungen körnig-fädiger Substanz sind mitunter gelb, häufiger dagegen und ebenso umfangreichere Schwellungen wie Schichten und Prominenzen körnig-fädiger Substanz ganz oder teilweise gelbgrün oder rein grün, seltener licht- bis dunkelbraun gefärbt, und zwar sind meist nur die geformten Teile, seltener auch die Zwischensubstanz grün gefärbt. Ziemlich häufig sind auch braune Körnchen und Körner in wechselnder Menge in grüne Schichten eingelagert.

Auch in den Außenwandungen der Epidermiszellen fanden sich Stellen, die darauf hinweisen, daß ähnliche Vorgänge wie in der Cuticula auch in ihnen stattgefunden haben, indem hie und da ihre Substanz unter Verlust ihres Glanzes eine dicht granulierte oder netzförmige Beschaffenheit und gleichzeitig mitunter eine grüne oder bräunliche Färbung angenommen hatten. In den Epidermiszellen war das Protoplasma gleichfalls ziemlich häufig ganz oder teilweise grün oder braun gefärbt.

Wie in morphologischer Beziehung, so zeigen auch rücksichtlich ihres Verhaltens zu Farbstoffen und zu Reagentien die veränderten Abschnitte der Cuticula Verschiedenheiten.

Durch Anilinfarbstoffe und Karminlösungen werden dieselben häufig nur teilweise und wechselnd tief gefärbt. Bei Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure quellen solche mit glänzenden Formelementen mehr oder weniger stark, während trübe, nicht glänzende, feinkörnig-fädige Schichten wenig quellen und sich nur aufhellen.

Die aus Schichten mit glänzenden Stromateilen nach Einwirkung von Schwefelsäure sich entwickelnden kugel- oder wurstförmigen Gebilde nehmen mitunter nach vorgängiger Jodbehandlung eine schwach-violette, auf die Anwesenheit von Cellulose oder eines ihr nahe verwandten Körpers hinweisende Färbung an, während die aus nicht glänzender körnig-fädiger Substanz bestehenden, mehr dem Zellprotoplasma gleichenden sich nach Einwirkung von Jod, Chlorzinkjod und von Jod und Schwefelsäure nur gelb bis braun färben.

Durch die Xanthoproteinsäurereaktion wurde fast überall, sowohl in der nicht oder nur wenig veränderten Cuticula als in den massigen Cutikularschichten (ebenso auch in den Gefäßwänden), die Gegenwart von Eiweißverbindungen oder von nitrierten hydroxilierten Benzolderivaten nachgewiesen. Eine gelb-orange Färbung tritt nach Ammoniakzusatz schon ein, wenn die konzentrierte aber nicht rauchende Säure mit den Schnitten erwärmt worden ist, ohne Erwärmung nach Anwendung rauchender Säure, und auch die Membranen der Epidermis- und Mesophyllzellen werden gefärbt, wenn die rauchende Säure auf getrocknete Schnitte eingewirkt hat.

Durch die Raspail'sche Reaktion ließ sich das Auftreten einer violetten Färbung in der Cuticula und ihren veränderten Abschnitten und hie und da auch in den Wänden der Epidermiszellen und der Gefäße nachweisen.

Chemisches und physikalisches Verhalten der grün gefärbten Abschnitte der unveränderten Cuticula.

Bei der verhältnismäßig großen Häufigkeit des Auftretens umfangreicher grüner Cutikularschwellungen und Schichten grüner, körnig-fädiger Substanz bei Euphorbia c. und mauritanica konnten dieselben einer Prüfung rücksichtlich ihres chemischen und physikalischen Verhaltens unterzogen werden.

Daß durch Alkohol veränderte und grün gefärbte Abschnitte der Außenwandungen und der Cuticula entfärbt werden, hatte ich schon früher in betreff der Epidermiszellen von Dracaena festgestellt[1]).

Die Schnitte von Euphorbia wurden nur in so viel 1proz. Zuckerlösung eingelegt, als zu ihrem Einschluß erforderlich war, und nach Einstellung einer grünen Cutikularschicht einmal oder wiederholt Alkohol absolutus zugesetzt. Die Entfärbung erfolgte sofort oder innerhalb einer Minute oder erst nach 1—3 Minuten und nach wiederholtem Alkoholzusatz. Rein grüne Schichten werden vollständig entfärbt und nur selten bleibt eine gelbe, einzelnen derberen Körnchen anhaftende Färbung zurück, die auch bei wiederholtem Alkoholzusatz nicht schwindet. In schmutzig-braun-grünen Schichten schwindet die grüne Färbung vollständig und die braune bleibt rein zurück.

Die Chlorophyllkörper der Epidermis- und Mesophyllzellen entfärben sich etwas später als die grünen Cutikularschichten und zuerst im Bereiche der dünneren Abschnitte der Schnitte, die zum Teil erst nach $^3/_4$ Stunden vollständig entfärbt waren.

Die Entfärbung der grünen Schichten durch Terpentin erfolgte nach anhaltend wiederholtem Zusatz des letzteren, nachdem die auf dem Objektträger etwas abgetrockneten Schnitte zunächst in Glycerin eingelegt worden waren.

Das Grün einer 2 Zellen überziehenden Cutikularschicht war im Verlaufe von 2 Stunden nur etwas verblaßt, wurde aber rasch und vollständig gebleicht, als nach Entfernung des Deckgläschens und Verlagerung des Schnitts von neuem Terpentinöl zugesetzt worden war. Ein anderer Schnitt mit einer grünen, kontinuierlich über 4 Zellen sich erstreckenden Cutikularschicht war nach dem Abtrocknen 2 Tage in dem zugesetzten Glycerin geblieben und die grüne Schicht entfärbte sich nach Entfernung des letzteren und nach Zusatz von Terpentinöl in 20 Minuten vollständig, während in den Epidermiszellen das Chloropyhll erst stellenweise verblaßt und in den Mesophyllzellen noch ganz unverändert war. Erst im Verlaufe einer Stunde hatte sich, unter einem erneuten Zusatz von Terpentinöl, das Chlorophyll der Epidermiszellen ganz entfärbt, während das des Mesophylls auch dann noch unentfärbt geblieben war.

---

1) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen etc. S. 328.

Rascher, schon im Verlauf von 10 Minuten, erfolgte die Entfärbung grüner Cutikularschichten, wenn den mit etwas Glycerin befeuchteten abgetrockneten Schnitten wiederholt Schwefeläther zugesetzt wurde. In der gleichen Zeit waren die in den Zellen enthaltenen Chlorophyllkörper noch nicht oder nur an den dünnsten Stellen der Schnitte entfärbt worden.

Grüne Cutikularschichten von mit etwas Glycerin und Mohnöl benetzten Schichten werden, wie die Chlorophyllkörper, nach erneutem Zusatz von Schwefelkohlenstoff im Verlaufe einer Minute gleichmäßig gelbbraun, entfärben sich aber erst unter fortgesetztem Zusatz von Schwefelkohlenstoff im Verlaufe einer Stunde mehr oder weniger vollständig.

Auf Zusatz von Essigsäure zu in 1proz. Zuckerlösung befindlichen Schnitten hellen sich die grünen Cutikularschichten auf und nehmen im Verlauf von 1—3 Minuten eine schwach gelbliche, gelbgrünliche oder bräunliche Färbung an, die erst im Verlauf von weiteren 8 bis 10 Minuten schwindet. Mitunter geht eine anfangs bräunliche Färbung nachträglich in eine gelbe über oder es wird eine anfänglich gelbliche Färbung allmählich gelbbräunlich. Während der Einwirkung der Säure wurde in den meisten Fällen die Struktur der Schichten nicht erheblich geändert, einige Male trat dagegen in ihrer Peripherie oder in ihrer ganzen Ausdehnung an Stelle der körnig-fädigen Struktur eine sehr dichte, feine und gleichmäßige Granulierung auf, die in einem Falle wieder undeutlich wurde und verschwand. Während oder nach Entfärbung der Schichten entfärben sich auch die Chlorophyllkörper, nachdem sie zunächst heller oder dunkler braun oder gelbbraun geworden sind.

Nach Zusatz von Phosphorsäure nehmen im Verlaufe von 2—15 Minuten die grünen Schichten eine gelbe, braungelbe oder braune Färbung an. Mitunter ist die Färbung erst braun und wird nachträglich braungelb oder ist erst gelb und wird dann braun. Die Chlorophyllkörper wurden braungelb oder braungrün gefärbt.

Durch Salzsäure werden die grünen Schichten rasch gelb gefärbt und nehmen im weiteren Verlauf von 5 Minuten zum Teil eine licht gelbbraune Färbung an. Die Chlorophyllkörper wurden rasch braun und meist deutlicher als die Cutikularschichten gefärbt.

Nach Behandlung der Schnitte mit Salzsäure (1 : 4) traten nicht bloß in den Chlorophyllkörpern, sondern auch in den grünen Cutikularschichten im Verlaufe von 24 Stunden Hypochlorinkörner und Körnchen von teils runder, teils eckiger und zackiger Form

auf. In den Chlorophyllkörpern waren sie in ungleicher Verteilung eingestreut, fehlten an manchen Abschnitten der Schnitte ganz, waren in anderen reichlich enthalten; in den vorher grünen Cutikularschichten waren sie vereinzelt eingelagert oder es fanden sich neben wenigen derberen eine größere Anzahl kleine.

An im Herbst gelb gewordenen Blättern waren auch die gefärbten Cutikularschichten und Schwellungen meist gelb oder braun, nur selten grün und dann auch meist gelbgrün gefärbt. So fanden sich an 40 Schnitten nur 9 grün gefärbte Stellen der veränderten Cuticula, während an noch grünen Blättern die gefärbten Cutikularschichten der großen Mehrzahl nach grün sind und es auch an den noch grünen Blättern der Pflanze waren, von welcher die gelben Blätter stammten. Es stimmt also auch darin das Grün der Cutikularschichten mit dem der Chlorophyllkörper überein, daß es beim Absterben der Blätter in Xanthophyll verwandelt wird.

Nach Zusatz konzentrierter Schwefelsäure quellen grüne Schichten nur wenig, die Färbung wie die der Chlorophyllkörper, wird erst blaugrün und verblaßt dann.

Nach Zusatz von Liq. Kali caust. bleiben grüne Schichten wie Chlorophyllkörper im Verlaufe von $^1/_4$ Stunde unverändert oder die ersteren nehmen eine gelbgrüne Färbung an und ebenso die letzteren im Bereiche der der Einwirkung des Reagens zunächst ausgesetzten Abschnitte der Schnitte.

Die Schnitte befanden sich bei Zusatz der Säuren und der Kalilauge in Wasser, das die Hälfte oder $^2/_3$ des Raumes zwischen Deckglas und Objektträger einnahm.

Im Mikrospektrum bewirken grüne Cutikularschichten einen ihrer Ausdehnung in Spalte des Spektrums entsprechenden Absorptionsstreifen im Rot, zwischen B und C, der etwas weiter nach dem roten Ende des Spektrums gerückt ist, als es bei den Chlorophylllösungen der Fall, und je nach der lebhafteren und gesättigter grünen Färbung der Schichten mehr oder weniger dunkel ist. Hinter E beginnt ein dunkler, in der gleichen Ausdehnung wie der Absorptionsstreif zwischen B und C sich durch den ganzen blauen Teil des Spektrums kontinuierlich hinziehender Absorptionsstreif. Stellt man den Spalt des Spektrums so, daß sich in demselben gleichzeitig eine grüne Cutikularschicht und Chlorophyll des Inhalts der Epidermiszellen befindet, so überzeugt man sich, daß die durch das letztere bewirkte Absorption vollständig der durch das Grün der Cutikularschichten bewirkten Absorption entspricht.

Es kann somit bei der Übereinstimmung, welche die grünen Abschnitte veränderter Cuticula auch rücksichtlich ihres chemischen und spektroskopischen Verhaltens mit den Chlorophyllkörpern zeigen, keinem Zweifel unterliegen, daß der grüne in der ersteren enthaltene Farbstoff mit dem Chlorophyll identisch ist.

Beurteilung der Befunde.

Bei Beurteilung der den mitgeteilten zum Teil ganz analogen Befunde an der Cuticula und den Außenwandungen der Epidermiszellen und an den Haarmembranen von Pelargonium Z. waren es hauptsächlich zwei Umstände, welche mich zu der Annahme bestimmten, daß die beobachteten Veränderungen unter dem Einfluß lebender, in den Membranen und in der Cuticula enthaltener Substanz zu Stande gekommen seien.

1) Erst zähflüssige und dann erhärtende, aber keine lebende Substanz einschließende Abscheidungen könnten zur Bildung von schichtweise abgesetzten oder von ovalen, spindel- oder kegelförmigen, der Cuticula nur aufliegenden soliden Massen führen, dagegen bleibt bei dieser Annahme ganz unerklärt die Bildung einzelner längerer, in der Cuticula nur wurzelnder, bei Strömungen um ihre Insertionsstelle hin- und her flottirender Fasern und Fäden, wie die Entstehung von knotigen, mitunter grün gefärbten und mit fädigen Vorsprossungen besetzten Verdickungen innerhalb ihres Verlaufs oder an ihrem Ende. Die Bildung derberer, glänzender Gerüste könnte auf das Statthaben eines mehr oder weniger gleichmäßig vor sich gehenden Verdichtungsprozesses innerhalb der ausgeschwitzten Substanz bezogen werden, der nichts mit den Lebensvorgängen zu thun hat, dann bliebe aber wieder das Vorkommen von Fasern unverständlich, die von dem Umfang der Gerüste abtretend frei nach außen prominieren und mitunter selbst wieder, gerade so wie vereinzelt von der Cuticula abtretende Fasern, mit körnigen oder knotigen Verdickungen besetzt sind.

2) Für das Zustandekommen der Veränderungen der Cuticula und Membranen unter dem Einfluß lebender, in denselben enthaltener Substanz sprechen ferner in ganz unzweideutiger Weise die Vorgänge, welche an manchen erweichten und geschwellten Cutikularschichten und an den in ihnen enthaltenen geformten Teilen bei Pelargonium Z. beobachtet wurden. Sowohl die Be-

wegungserscheinungen als die Um- und Neubildung von Netzabschnitten (Abschnürungen, Sonderung von Fäden zu Körnchen, Verschmelzen von Körnchen und Fäden, Neubildung von Körnchen, Fäden und Netzen aus homogener Substanz, rascher oder allmählicher Schwund einzelner Septen, Schwund und Rekonstruktion ganzer Netzabschnitte) sind von mir in ganz entsprechender Weise auch im Innern lebender Zellen wahrgenommen worden. Es kann auch dabei gar nicht die Rede davon sein, daß die eintretenden Veränderungen etwa eine Folge der Einwirkung der Zusatzflüssigkeit seien, da es sich nicht um den Eintritt einer einmaligen und dann bleibenden Veränderung handelt, etwa um bloße Verflüssigung geformter Teile, sondern um Vorgänge von verschiedener und zum Teil entgegengesetzter Art, die häufig gleichzeitig und nebeneinander ablaufen; es sind auch die zunächst eingetretenen Änderungen in der Beschaffenheit der Teile keine dauernden oder brauchen es nicht zu sein, sondern es vollzieht sich häufig während einer $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungsdauer unausgesetzt ein Wechsel im Entstehen neuer Formelemente und im Vergehen oder in der Umbildung vorhandener. Die gleichen Vorgänge, wie sie bei Benutzung von 1proz. Zuckerlösung oder Quittenschleim als Zusatzflüssigkeit beobachtet wurden, vollziehen sich aber auch, wenn als Zusatzflüssigkeit Mohnöl benutzt wird, also ein Einfluß wässeriger Flüssigkeit ganz ausgeschlossen ist, entwickeln sich mit größerer Schnelligkeit und laufen rascher und unter Beteiligung einer größeren Anzahl Formelemente ab, wenn induzierte Ströme eingeleitet werden.

Ganz analoge Vorgänge habe ich im Verlaufe von ein paar Minuten auch in erweichten und geschwellten Abschnitten der Cuticula der Blattepidermis von Lophospermum scandens wahrgenommen. So änderte sich in dem Streifen Netzsubstanz Fig. 8 a Taf. I Form und Weite der Maschen, während ihre Zahl unter Verschmelzung von Netzteilen und unter entsprechender Dickenzunahme derselben sich verringerte (Fig. 8 b). Die größere Erweichungsschicht Fig. 1 a, Taf. II ändert ihre Konturen (die wirkliche Ausdehnung der Schichten läßt sich an Flächenansichten nicht immer genau bestimmen), der untere Abschnitt schnürt sich von dem oberen ganz ab, die Fadenstrukturen ändern ihre Beschaffenheit und an Stelle einer kleinen Vakuole rechts oben entwickeln sich deren zwei. Gleichzeitig ändern die scholligen Gebilde links ihre Form, ihre Konturen werden teils blasser, teils schärfer als vorher (Ib).

An den Blättern von Euphorbia ließ sich der strikte Nachweis führen, daß der grüne Farbstoff veränderter, zum Teil ganz die gleiche Struktur wie das Protoplasma darbietender Cutikularabschnitte identisch mit dem Chlorophyll innerhalb der Zellen ist, und damit erhält die von mir zuerst vertretene und begründete Ansicht eine weitere Stütze, daß protoplasmatische Teile in die Zusammensetzung der Membranen eingehen und daß die Um- und Neubildungsvorgänge an den letzteren als Lebenserscheinungen aufzufassen sind.

Bei Euphorbia wie bei Pelargonium gehen die Veränderungen meist von der Cuticula aus, indem entweder aus der letzteren sich fädige, anastomosierende, Netze und Gerüste bildende Auswachsungen entwickeln oder zuerst homogene Schwellungen, aus denen sich erst nachträglich und zum Teil unter Vakuolenbildung Fäden, Körnchen, Körner oder Netze differenzieren, während ihre Größenzunahme durch Auswachsen von Fäden oder unter Bildung neuer Mengen homogener Grundsubstanz erfolgt. Haben die Lagen körnig-fädiger oder genetzter Substanz, welche die Außenwandungen überziehen, eine gewisse Mächtigkeit erreicht, so läßt sich häufig schwer oder gar nicht mehr entscheiden, ob sie auf die eine oder andere Weise entstanden sind.

Von Hanstein [1]), de Bary [2]) und A. wird bekanntlich die Ansicht vertreten, daß es sich bei Pelargonium, Primula sin. und anderen Pflanzen bei den in Rede stehenden Vorgängen von Anfang an um einen Sekretionsprozeß handelt und daß der secernierte Körper an der Grenzfläche zwischen Cuticula und Zellmembran auftritt. „Bei gleichbleibender Form und Turgescenz der Zelle hebt er in dem Maße, als er an Menge zunimmt, die Cuticula blasig empor, entweder indem diese in gleichem Maße und unter gleichbleibender oder zunehmender Dicke mitwächst, oder mit der Vermehrung des Sekrets in ihrem Flächenwachstum nicht Schritt hält, daher stark gedehnt und schließlich leicht gesprengt wird. Von dem nach der Sprengung frei werdenden flüssigen Sekret rührt die Klebrigkeit der Oberfläche her. Die zersprengte Cuticula kann (nach Hanstein) an jungen Teilen selbst zu wiederholten Malen regeneriert werden“ (de Bary).

---

1) Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderungen in den Laubknospen, Bot. Zeitung, Nr. 43, 1868.

2) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877, S. 94.

Bei Euphorbia ließ sich konstatieren, daß in selteneren Fällen durch Entwicklung körnig-fädiger Substanz aus den äußeren Schichten der Außenwand die Cuticula abgehoben und ihre Kontinuität unterbrochen wird. Bei Pelargonium fanden sich zwar hie und da zwischen Außenwand und Cuticula schmale, von blasser, homogener Substanz eingenommene Spalten, daß aber die homogenen oder aus Fadengerüsten oder Netzen bestehenden, den Außenwandungen aufliegenden Massen sich aus Auswachsungen oder Schwellungen der Cuticula entwickelt hatten, ließ sich an den Übergangsstellen der veränderten Membranabschnitte in unveränderte leicht feststellen. Die Außenwandungen selbst waren nur hie und da verdickt oder hatten unter Verlust ihres Glanzes teilweise oder in ihrer ganzen Dicke eine zarte Netzstruktur angenommen. An den Köpfchen der Haare, an denen eine Cuticula überhaupt nicht zu unterscheiden ist, und an den Endgliedern, wo sie meist ebenfalls fehlt, gehen die Veränderungen von ihren sehr zarten Membranen aus, die sich mitunter in zwei Lamellen spalten, von denen zunächst nur die äußere der Sitz der unbeschriebenen, stark prominierenden oder mehr nach der Fläche ausgebreiteten Schwellungen ist.

Kleinere und größere homogene, nach außen prominierende Erweichungsschichten erscheinen häufig im Durchschnitt durch einen fortlaufenden fasrigen Kontur vollständig oder mit einzelnen Unterbrechungen abgegrenzt, derselbe entspricht aber keineswegs der abgehobenen Cuticula, die als solche gar nicht mehr vorhanden und in Bildung der Schwellungen aufgegangen ist, sondern ist aus einer Verdichtung der peripheren Schicht der letzteren hervorgegangen und neu gebildet. Wenn dann der anfangs homogene Inhalt solcher Schwellungen sich zu differenzieren beginnt, treten in demselben einzelne Vakuolen sowie einzelne Fäden und Körnchen oder kleine Anhäufungen derselben auf oder es erstrecken sich von der verdichteten Randzone einzelne Fäden nach dem Innern der homogenen Masse.

Bei Pelargonium und ebenso bei der Primel, wo die Veränderungen ganz analog sind, finden sich aber auch mehr oder weniger umfangreiche, den Wandungen, resp. der Cuticula aufgelagerte Massen, ohne daß sich nachweisen ließe, daß und wie sie aus der letzteren hervorgegangen sind. Es können hier aus umschriebenen Schwellungen hervorgegangene Massen sich mit ihrem Wachstum über die umgebenden unveränderten Membranabschnitte ausgebreitet haben, auf der anderen Seite läßt sich aber auch die

Möglichkeit nicht in Abrede stellen, daß es sich nicht um eine Absonderung zwischen Membran und Cuticula, sondern um eine Absonderung auf die freie Fläche der Cuticula handelt. Überall aber, wo sich die Entwicklung des Prozesses durch die direkte Beobachtung verfolgen ließ, ging derselbe von der Cuticula, an den Köpfchen und Endgliedern von ihren Membranen aus, hat von Anfang an gar keinen sekretorischen Charakter und erhält denselben erst mit der wachsenden und beträchtlichen Zunahme der Masse der erweichten und geschwellten Substanz der Cuticula.

Kleine runde oder längliche Knötchen und Erhabenheiten treten auf der Außenfläche der Wandung von Epidermiszellen und Haaren bei sehr vielen Pflanzen auf und Schenk [1]) meint, daß die Höckerbildung sich direkt an das Verhalten der Drüsenhaare, Leimzotten etc., kurz aller Hautdrüsen anschließt, bei denen eine Abhebung der Cuticula in Form von Blasen durch das zwischen ihr und der darunter liegenden Celluloseschicht auftretende Sekret zu bemerken ist. Schenk citiert Pelargonium als Beispiel für diesen Modus der Sekretbildung, die an der Spitze der kopfig angeschwollenen Endzelle beginnt, indem sich zwischen Cuticula und Celluloseschicht Harz anlagert. Nun beginnt aber die Bildung des angeblichen Sekrets gar nicht immer zuerst an dem Scheitel des Haarköpfchens, eine Einlagerung von Harz zwischen Cuticula und Celluloseschicht kann gar nicht stattfinden, weil an den Köpfchen eine Cuticula überhaupt fehlt, und außerdem besteht die angeblich eingelagerte Masse aus einem Gemisch stickstoffhaltiger und stickstoffloser Substanzen. Infolge der Metamorphose ihrer Substanz schwindet häufig die Köpchenmembran als solche ganz, bei Kochen von Oberhautlamellen in 5proz. Kalisolution werden die aus Metamorphose der Membran hervorgegangenen weichen Massen entfernt und an ihrer Stelle treten Membranlücken auf, deren Vorkommen allein schon beweist, daß es sich hier um einen ganz anderen Vorgang handelt als um eine Sekretbildung in der gewöhnlichen Bedeutung des Worts. In Betreff der Bildung der cutikularen Höcker hat Schenk die Möglichkeit nicht berücksichtigt, daß eine umschriebene und anfangs homogene Schwellung der Cuticula sich nachträgtich zu einer dichteren peripheren Schicht und zu einem schwächer brechenden Inhalt differenzieren kann;

---

1) Untersuchungen über die Bildung von zentrifrugalen Wandverdickungen von Pflanzenhaaren und Epidermen. Bonn 1884.

es kann auch bei einem solchen Entstehungsmodus der Höcker den Anschein gewinnen, als sei die Cuticula durch eine neugebildete, zwischen sie und die Cellulosewand eingelagerte Schicht abgehoben worden.

Nach H. v. Mohl sind die Epidermiszellen jugendlicher Organe völlig glatt und erst nach Bildung einer Cuticula treten infolge eines partiellen Wachstums die Erhabenheiten in Form von Körnern oder fortlaufenden Linien auf.

Auch an den noch in der Knospe eingeschlossenen, noch nicht entfalteten Blättern von Euphorbia c. war die Zahl der Knoten und kleinen Körnchenanhäufungen eine sehr geringe und ebenso selten fanden sich etwas umfangreichere körnig-fädige, ungefärbte oder grüne Abschnitte verdickter Cuticula. Ihr häufiges Auftreten an entfalteten Blättern ließe sich aber auch vielleicht darauf beziehen, daß die letzteren vielfachen äußeren Einflüssen ausgesetzt sind, die als Reiz wirken können. Ich wurde auf die Veränderungen der Cuticula und ihre grüne Färbung bei Euphorbia c. aufmerksam bei Untersuchung von Blättern, die von Aecidium E. befallen waren, und mußte an die Möglichkeit denken, daß dieselben eine Folge der Entwickelung des Pilzes seien. Als ich dagegen die Blätter ganz gesunder Pflanzen untersuchte, fand ich Veränderungen der gleichen Art und häufig in sehr beträchtlicher Zahl und Ausdehnung, ohne daß sich auf der Cuticula, in oder unter der Epidermis die Anwesenheit von Pilzsporen oder Hyphen hätte konstatieren lassen.

Nur einmal, an Pflanzen, die im Spätherbst einem feuchten, schattigen Standort entnommen waren, fanden sich Sporen und Hyphen von Sporidesmium p. in ziemlich großer Zahl auf und in der in großer Ausdehnung veränderten Cuticula, während das makroskopische Aussehen der Blätter nicht wesentlich verändert war. Die Möglichkeit, daß durch die Entwicklung der Pilze die Veränderungen der Cuticula hervorgerufen worden seien, ließ sich hier nicht einfach in Abrede stellen, berücksichtigt man aber, daß die letzteren sich schon, wenn auch nur in geringer Zahl, an noch nicht entfalteten Blättern finden, daß sie in großer Häufigkeit an wohl entwickelten Blättern von ganz gesunden, kräftigen Pflanzen vorkommen, ohne daß sich im einen wie im anderen Fall die Anwesenheit eines Pilzes hätte nachweisen lassen, so scheint es viel wahrscheinlicher, daß die Veränderungen der Cuticula das Primäre sind und die Ansiedelung des Pilzes wie seine Weiterentwicklung nur begünstigt haben.

An den Blättern von Dracaena, Rhododendron und Aloe erreichen die Veränderungen der Cuticula bei weitem nicht die Entwicklung wie bei Euphorbia, Pilzhyphen habe ich überhaupt nur einmal, auf der Cuticula von Dracaena und in geringer Zahl angetroffen, es können dieselben mithin auch hier nicht als die Ursache für den Eintritt der ersteren angesehen werden. Ebensowenig liegen bei Pelargonium Anhaltepunkte vor für die Abhängigkeit des Eintritts der Veränderungen der Cuticula und Außenwandungen von äußeren Einwirkungen und ganz ausgeschlossen ist diese Abhängigkeit bei der Kapsel entnommenen Baumwollenfasern, die in ihrer peripheren Schicht veränderte ungefärbte oder grüne Abschnitte aufweisen, die nach ihrer Beschaffenheit und Ausdehnung ganz denen der erstgenannten Pflanzen gleichen.

5. Über die Bildung und Wachstum von Stärkekörnern in den Chlorophyllkörnern, im Kern und im Protoplasma.

Frühere Beobachtungen [1]) über die Bildung von Stärke aus dem Stroma der Chlorophyllkörper und aus Protoplasmanetzen hatten mir die folgenden Ergebnisse geliefert.

In den Chlorophyllkörnern der Blätter von Aloe arboresc. treten die kleinsten Stärkekörner vereinzelt oder zu mehreren als runde, weiße oder schwach gelb gefärbte kernkörpergroße Gebilde auf, deren Inneres homogen ist oder sehr unbestimmt konturierte blasse Körnchen und kurze Fäden einschließt und von deren nicht scharfen, meist etwas körnigen Konturen häufig Fäden abgehen, die in Knotenpunkte der umgebenden Netze auslaufen [2]).

1) Sitzungsberichte der Jen. Gesellsch. für Med. u. Naturwissenschaft v. 1. Aug. 1879; Beobachtungen etc., S. 38.

2) Schwarz (Die morphologische u. chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, 1887, S. 39, 41 u. flgd.) behauptet, daß meine Angaben über den netz- und gerüstförmigen Bau des Stromas der Chlorophyllkörper, desgleichen die ähnlichen von Schmitz, sich vorzüglich auf fixiertes, d. h. durch Fällungsmittel verändertes Material beziehen und der weiteren Bestätigung bedürfen; desgleichen, daß meine Zeichnungen viel zu schematisch seien und überdies nicht meiner „etwas konfusen“ Beschreibung entsprechen. Daß ich meine Angaben über die Beschaffenheit der Chlorophyllkörper wie die über die Beschaffenheit des Kerns und des Protoplasmas nicht ohne weiteres auf die Befunde von in Alkohol oder in anderen Agentien erhärtetem Material stützen würde, konnte sich Schwarz bei einiger Überlegung

Wo mehrere solcher Stärkekörner sich in einem Chlorophyllkern befinden, sind die zwischen ihnen befindlichen Fäden und Knotenpunkte der Netze häufig gleichfalls nicht mehr scharf kon-

---

selber sagen; ich habe aber (Beobachtungen etc. S. 28) gelegentlich der Befunde von den Epidermis- und Mesophyllzellen von Aloe arboresc. ausdrücklich erwähnt, daß als Untersuchungsflüssigkeit der ausgedrückte Saft der Blätter, 1 — 5 proz. Zuckerlösung sowie eine Mischung gleicher Teile Wasser und Glycerin dienten und daß bei Anwendung dieser verschiedenen Zusatzflüssigkeiten „die bezüglichen Strukturverhältnisse in gleicher Weise vortreten“; ich habe ferner festgestellt (S. 44), daß sich an den im ausgedrückten Saft der Blätter suspendierten wie an den in Zellen eingeschlossenen Protoplasmaschollen sich ein für geraume Zeit fortwährender Wechsel in der Form, Anordnung und Beschaffenheit der sie konstruierenden Teile nachweisen läßt, es kommt zu Teilungen und Abschnürungen bei den Fäden, deren Teilstücke sich zu einzelnen glänzenden derberen Körnchen oder in anderer Weise umformen und neue Verbindungen eingehen. Ich bemerke für Schwarz, daß dies Veränderungen sind, welche man an durch Alkohol oder durch andere Agentien getöteten und gehärteten Protoplasmakörpern nicht wahrnimmt. Daß auch für die anderen untersuchten Objekte als Zusatzflüssigkeit Zuckerlösungen und verdünntes Glycerin benutzt wurden, geht ohne weiteres aus dem Umstand hervor, daß ich bezüglich der Membranlücken und der Beziehungen zwischen Membran und Protoplasma ausdrücklich die Befunde bei Ablösung des Primordialschlauchs an Alkoholpräparaten hervorgehoben habe (S. 15 u. 22). In Betreff meiner Befunde an den Chlorophyllkörpern citiert Schwarz die auf die Chlorophyllkörper von Rhododendron bezüglichen; an der betreffenden Stelle (S. 6) wird gesagt, daß das fädige Gerüst der Chlorophyllkörper bald ausschließlich durch ein Fadennetz mit verschiedener Form und Weite der Maschen wie verschiedener Stärke der Fadenknotenpunkte gebildet wird, bald noch einzelne derbere und längere nach verschiedenen Richtungen orientierte oder von einem Pol zum anderen ziehende Fäden einschließt, die bald mit Netzfäden zusammenhängen, bald nicht. Außerdem finden sich Chlorophyllkörper, in denen nur einzelne Körnchen und kurze kleine Fäden zu unterscheiden sind, welche nur teilweise untereinander zusammenhängen (also keine Netze mit geschlossenen Maschen bilden). Ich glaube nicht, daß diese Angaben für das Verständnis besondere Schwierigkeiten darbieten, wenn man aber, wie das bei Schwarz der Fall ist, von konfusen Vorstellungen über die bezüglichen Strukturverhältnisse beherrscht wird, so ist es begreiflich, wenn man das für konfus ansieht, was diesen Vorstellungen nicht entspricht. Ein Blick auf die Zeichnungen genügt, um sich zu überzeugen, daß dieselben nicht schematisch sind und der Beschreibung ganz entsprechen, da neben Chlorophyllkörpern mit netzförmigem Stroma (Fig. 1, 2 u. 12) andere abgebildet sind mit teils körnigem und kurzfädigem Stroma ohne Bildung von Netzen

turiert und etwas entfärbt. Im Innern von durch Jod nur lichtviolett gefärbten Stärkekörnern können die an ihrer Bildung beteiligten Netzteile noch in größerer oder geringerer Ausdehnung unterschieden werden; die Färbung haftete sowohl an den letzteren als an der die Maschen erfüllenden Substanz.

---

wie die oberen Chlorophyllkörper in Fig. 10 und solche, die nur Körnchen (resp. Fadenquerschnitte) und etwas längere und derbere, mit knotigen Verdickungen versehene Fäden einschließen (Fig. 11). Wenn Schwarz außerdem meint, daß eine unmittelbare Verbindung der Fäden des Chlorophyllkörperstromas mit denen des Protoplasma sich schwerlich durch die direkte Beobachtung werde rechtfertigen lassen, so setzt er voraus, daß das Vorhandensein einer solchen Verbindung von mir nicht gesehen worden ist. Ich habe die Objekte, an denen ich diese Verbindung wahrgenommen habe, bezeichnet und es kann sich von der Richtigkeit meiner Angaben jeder einigermaßen genaue Beobachter überzeugen, daß dies Schwarz gelingen wird, muß ich allerdings nach der Bekanntschaft mit seinen Leistungen stark bezweifeln.

Wie in betreff der Chlorophyllkörper, so sind auch in betreff des Protoplasmas die von mir und ebenso die von Schmitz gemachten Angaben nach Schwarz nicht richtig; die meinigen sollen hauptsächlich pathologisch verändertes, etwas gequollenes Protoplasma betreffen, das von mehr oder weniger verletzten Zellen herrührt (S. 125 u. 131). Es verlohnt sich nicht der Mühe, auf diese ganz willkürliche, durch nichts motivierte Behauptung überhaupt einzugehen, ebenso wenig auf die Vorstellung, welche sich Schwarz über die Entstehung des netzförmigen Aussehens des Protoplasmas gemacht hat. Durch direkte Beobachtung ist von mir festgestellt worden, daß in Zellen mit strömendem Plasma sich in ruhenden Plasmaschichten einzelne Fäden wie ganze Netzlamellen und Schichten bilden und auch wieder verflüssigen und zwar ohne daß ihrer Bildung die Bildung von Vakuolen vorausgeht (Beobachtungen etc. S. 51 u. flgde., Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen etc. S. 312); daß ferner in den Köpfchen der Drüsenhaare von Pelargonium z. die Körner sich teils vakuolisieren, teils miteinander verschmelzen und daß sowohl aus der Wandung der Vakuolen als aus der durch Verschmelzung der Körner entstandenen Substanz sich zunächst körnige und fädige Teile sondern und aus diesen sich dann Fadennetze und Gerüste entwickeln (Untersuchungen etc. S. 266). Schwarz hätte besser gethan auf Grund dieser von mir bereits ermittelten Vorgänge weitere Beobachtungen in der gleichen Richtung anzustellen, statt den Leser mit seinen auf unbegründeten Voraussetzungen beruhenden Vermutungen zu behelligen. Meine Abbildungen der Protoplasmastrukturen sollen übermäßig schematisch sein, während sie überhaupt nicht schematisch sind, sondern ganz ähnliche Verschiedenheiten darbieten wie die von Chlorophyllkörpern rücksichtlich der Weite der Netzmaschen, der Derbheit ihrer Septen, dem Vorhandensein oder Fehlen derberer

Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die kleinen Stärkekörner in den Chlorophyllkörpern von Cereus spec., indem auch hier die jüngeren, durch Jod erst licht violett gefärbten noch eine netzartige Struktur erkennen ließen, während in den älteren, durch Jod dunkler gefärbten nur vereinzelte Fäden infolge ihrer lichteren Färbung noch unterschieden werden konnten. Die grünen, die Stärkekörner umspinnenden Netzfäden sind zum Teil nicht unbeträchtlich verdickt, so daß sie wie Reife und Spangen vortreten.

In gleicher Weise entwickeln sich die Stärkekörner aus grünen, nicht umschriebene Körper darstellenden Netzschichten des Protoplasmas unter zunehmender Entfärbung der Netzfäden, und gerade diese Entfärbung läßt schon vor Jodzusatz die färbehaltigen Stellen erkennen. Aber auch in ungefärbtem Protoplasma finden sich teils umschriebene stärkehaltige Abschnitte mit geschwellten, undeutlich conturierten Fäden und Knotenpunkten, teils nicht scharf umschriebene, ihrem Aussehen nach nicht merklich veränderte Netzabschnitte, im Bereiche welcher die Stärkebildung lediglich durch das Auftreten einer licht violetten Färbung nach Jodzusatz nachweisbar ist. Auch in einzelnen Kernen waren kleine Stärkekörner eingeschlossen, innerhalb deren die Stromafäden nur noch undeutlich oder gar nicht mehr sichtbar waren, und in ein paar Fällen hatte auch das Kernkörperchen ein matt-weißes Aussehen angenommen, verwaschene Konturen, und wurde durch Jod violett gefärbt.

Es erwies sich somit das Auftreten der Stärke sowohl in den Chlorophyllkörpern und in grünem Protoplasma als in ungefärbtem Protoplasma und im Kern vorwiegend gebunden an die Stromateile, die meist eine Volumenzunahme unter Undeutlichwerden ihrer Konturen erfahren, durch Jod erst nur schwach gefärbt werden und unter homogen Werden des Korns ganz schwinden. In den Chlorophyllkörpern von Aloe haftete die violette Färbung dagegen nicht bloß an den noch zu unterscheidenden Stromateilen, sondern auch an der von den letzteren eingeschlossenen Substanz.

In den den Basalteil der Brennhaare von Urtica urens ein-

Netzknotenpunkte wie einzelner derberer und längerer in die Netze eingelassener Fäden. Außerdem sind auch hier Taf. I, Fig. 5, 23 und 24 körnig-fädige Strukturen wiedergegeben, die wohl Verbindungen zwischen einzelnen Körnchen und Fäden aber keine oder nur einzelne geschlossene Maschen aufweisen. Von einem schematischen Charakter der Abbildungen kann mithin gar nicht die Rede sein.

schließenden Epidermiszellen enthielten die Chlorophyllkörper nur Stärkecellulose; die blaue, erst auf Jod-Schwefelsäurebehandlung eintretende Färbung betraf ausschließlich die Netzknotenpunkte und einzelne kleinere oder größere Netzabschnitte, teils auch den Inhalt der Maschen.

Weitere Beobachtungen über die Bildung von Stärke in assimilierenden Pflanzenteilen habe ich an den Chlorophyllkörpern von Philodendron grandifol. gemacht. Dieselben lassen sehr häufig eine fädige resp. netzförmige Struktur vollkommen deutlich wahrnehmen, und an zahlreichen Chlorophyllkörpern fallen die Netzknötchen zu einem größeren oder geringeren Teil durch ihre Dicke auf, während aus Verdickungen von Knotenpunkten und der sie verbindenden Fäden sich einzelne derbere glatte oder gekörnte Stränge oder spindelförmige Gebilde entwickelt haben. Vom Umfang der Chlorophyllkörper treten häufig, wie sich auch hier bei einiger Aufmerksamkeit leicht konstatieren läßt, einzeln oder zu mehreren grüne oder ungefärbte, zum Teil gleichfalls ziemlich derbe Fäden ab und ragen frei in das Zellinnere ein oder setzen sich in Protoplasmanetze der Umgebung fort. Ebenso gehen grüne, unregelmäßig geformte Massen netzförmigen Protoplasmas kontinuierlich in ungefärbte über. Vereinzelt und freiliegend finden sich im Zellinnern grüne Körner und Körnchen.

Die jüngsten entwickelten oder noch in der Entwicklung begriffenen Stärkekörner treten im Innern oder an der Peripherie der Chlorophyllkörper vereinzelt oder zu mehreren als weiße, mitunter zu 2—3 dicht zusammenliegende Körper auf, von denen die kleinsten nur die Stärke eines derberen Netzknotenpunktes oder eines, eine einzige Masche umschließenden Septums der Netze besitzen, während der Durchmesser der größeren den 3. Teil oder die Hälfte des Durchmessers eines Chlorophyllkörpers erreicht. Die letzteren sind bald rund oder oval, bald unregelmäßig polygonal, die peripher gelegenen sitzen dem einen Pol des Chloropyllkorns kappenförmig auf oder umschließen einen Teil seines Umfangs sichelförmig; ihr Inneres ist homogen oder läßt, wenn auch meist nur undeutlich, einzelne Körnchen und kurze, zum Teil mit den letzteren netzförmig verbundene Fäden erkennen, und die Peripherie erscheint von dem grünen Stroma der Umgebung bald nicht scharf, bald durch einen fädigen, farblosen, hie und da mit kleinen Körnchen besetzten und durch kleine Lücken unterbrochenen Kontur

abgegrenzt. Diese Abgrenzung tritt dann noch ausgesprochener hervor, wenn das Stärkekorn nicht unmittelbar von grünem Stroma umschlossen, sondern von demselben durch einen schmalen, hellen Spaltraum getrennt wird. In die Peripherie des Stärkekorns oder in den dasselbe umschließenden fädigen Kontur senken sich mitunter einzelne grüne oder entfärbte Stromafäden ein oder kleine weiße Knötchen wie etwas größere polygonale Stärkekörner laufen unter Bildung breiter abtretender, zackiger Fortsätze in dieselben aus.

Auf Behandlung mit Jod-Jodkaliumlösung nehmen in frischen Schnitten wie in solchen von Blattstücken, in denen nach vorübergehender Einwirkung von Alkohol das Stroma der Chlorophyllkörper gelb geworden ist, die meisten der weißen Körper eine blaß- bis tiefviolette oder blaue Färbung an. Bei tiefer Färbung sind in ihrem Innern körnig geformte Teile nicht mehr zu erkennen, dagegen tritt die Form der Stärkekörner und namentlich ihre zackigen und fädigen, nachweislich öfter kontinuierlich mit dem umgebenden Stroma zusammenhängenden Fortsätze häufig deutlicher hervor als vorher (Taf. IV, Fig. 1 *a—g*). Die zackigen Fortsätze sind öfter noch in ihrem Anfangsteil, wenn auch schwächer als die übrige Kornsubstanz, blau oder violett gefärbt, aber auch von dem Kern ab- oder aus demselben ausgetretene derbere Fäden sind mitunter gefärbt, wie es in *m*, Fig. 1 der Fall war. Ist die Färbung des Stärkekorns eine blasse, so sind körnig-fädige oder netzförmige Einschlüsse in seinem Innern und ebenso eine fädig-körnige Begrenzung häufig noch wahrzunehmen (Fig. 1 *h—p*), und dieselben sind dann bald ebenso gefärbt wie die Grund- oder Zwischensubstanz, bald mehr oder weniger deutlich dunkler als dieselbe. So waren der zackige Körper im Innern des gleichfalls zackigen Stärkekorns von *n*, die körnigen Einschlüsse der Stärkekörner in *m*, *o* und *p* wie die Fäden der genetzten Stärkekörner in *k* und *l* dunkler gefärbt als die Zwischensubstanz, und in *m* ragten aus dem Stärkekorn dunkler als die Substanz des letzteren gefärbte Fäden frei in das umgebende, ganz ungefärbte Stroma ein. Mitunter erscheint dagegen nach Zusatz der Jodlösung die Begrenzung des Korns unbestimmter und verwaschener als vorher, wenn in seiner nächsten Umgebung sich in der Substanz zwischen den Stromateilen bereits Stärke gebildet hat; die blaue oder violette Färbung läuft dann nicht bloß allmählich und ohne alle scharfe Abgrenzung in die Umgebung aus, sondern greift auch etwas über die Grenze

hinaus, welche das Korn vor Zusatz der Jodlösung zu besitzen schien.

Es bestätigen somit die mitgeteilten Befunde die erwähnten früheren, in denen bereits ausdrücklich angeführt wurde, daß die Stärkebildung sich nicht bloß in unveränderten oder verdickten Stromateilen, sondern mitunter auch in der Grundsubstanz vollzieht.

Die große Mehrzahl der weißen Körner in den Chlorophyllkörpern nimmt auf Jodzusatz eine violette oder blaue Färbung an, einzelne aber bleiben auch bei längerer Einwirkung der Jodlösung ungefärbt, während die übrigen in demselben Chlorophyllkörper befindlichen sich rasch gefärbt haben; es sind demnach die Veränderungen, welche die Entfärbung der Stromateile bewirken, zwar in der Regel aber nicht immer von der Bildung von Stärke begleitet. Auf der anderen Seite werden aber auch grüne Netzabschnitte, einzelne derbere grüne Netzknötchen wie derbere grüne Fäden und Stränge durch Jodlösung gefärbt, es tritt aber in diesem Falle die Färbung nicht rasch ein, sondern erst nach einiger Zeit, ist anfangs sehr schwach und nimmt im Verlaufe $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde an Intensität allmählich zu. Das gleiche Verhalten zeigen Stromateile von Chlorophyllkörpern, die nach Einlegen des Blattstücks in Alkohol eine gleichmäßig gelbe oder gelbbraune Färbung angenommen haben; die wie bei grünen Stromateilen anfangs sehr blaß und schmutzig violette Färbung wird allmählich tief und mehr oder weniger braun violett und betrifft häufig aber nicht ausschließlich derbere, zum Teil sehr beträchtlich verdickte Stromateile. Es ist demnach weder das Auftreten entfärbter Körner in den Chlorophyllkörpern für sich unter allen Umständen beweisend dafür, daß diese Körner stärkehaltig sind, noch schließt die Färbung der Stromateile durch Chlorophyll das Vorhandensein von Stärke in denselben ohne weiteres aus. Selbstverständlich eignen sich zur Prüfung ihres Verhaltens bei der Stärkebildung nur Chlorophyllkörper mit geringem Dickendurchmesser, deren Inneres sich vollkommen deutlich übersehen läßt; übrigens sind hier wie in den Blättern von Dracaena, Aloe, Rhododendron, Sanseviera manche der Stromafäden so derb, daß sie, wie auch einzelne der vom Umfang der Chlorophyllkörper abtretenden gefärbten oder ungefärbten Fäden und ebenso das Vorkommen isolierter grüner Körnchen und Körnchen im Zellinhalt schon bei einer 450-fachen Vergrößerung wahrgenommen werden können.

In betreff des Vorkommens von Stärke im Kern äußert sich SCHIMPER dahin, daß es jetzt als vollständig festgestelt angesehen werden kann, daß im Zellkern keine Stärke gebildet wird; es soll sich in solchen Fällen stets nur um den Zellkern dicht umliegende Chromatophoren handeln [1]). Trotz der großen Zuversichtlichkeit, mit welcher SCHIMPER seine Behauptung aufgestellt hat, verhält sich die Sache doch anders, und ich habe von neuem Gelegenheit gehabt, mich und andere vom Auftreten von Stärkekörnern im Kerninnern und von der Unrichtigkeit der Angaben SCHIMPER's und anderer zu überzeugen.

Daß die Bilder von dem Kern unmittelbar an-, unter- oder aufliegenden Stärkekörnern zu Verwechslungen Veranlassung geben können, ist leicht begreiflich, wenn aber thatsächlich in stärkehaltigen Zellen die Kerne in der großen Mehrzahl der Fälle ganz frei von Stärke sind, so folgt daraus keineswegs, daß dies immer der Fall sein müßte. Ich habe bereits an den früher untersuchten Objekten mich auf das bestimmteste von dem Auftreten von Stärkekörnern im Innern der Kerne, mitunter auch von der Umwandlung des Kernkörperchens in Stärke überzeugt und neuerdings Gelegenheit gehabt, ganz entsprechende Beobachtungen an den Kernen des Rindenparenchyms eines jungen Knollens von Orchis bifolia zu machen. Neben Kernen mit nur an-, unter- oder aufgelagerten Stärkekörnern fanden sich hier, mitunter zu mehreren in einem Schnitt oder Zerzupfungspräparat, solche mit Stärkeeinschlüssen, die bald nur die Größe eines Knotenpunktes derberer Stromabälkchen hatten, bald die des Kernkörperchens erreichten. Ich habe solche Kerne mit Stärkeeinschlüssen den Teilnehmern an einem mikroskopischen Kurs, wie den Herren Dr. CARRINGTON-PURVIS, B. sc., und Dr. MOLLBERG, gezeigt und es haben sich dieselben ohne weiteres überzeugt, daß es sich lediglich um im Innern des Kerns befindliche Stärke handelte. Auf Taf. IV, Fig. 2, *a—d*, sind Kerne mit Stärkekörnern abgebildet, die in *a* und *b* mit ihren zackigen Fortsätzen in das umgebende Stroma ausliefen, während in *b* die fädige Begrenzung des derberen polyedrischen Korns und ein paar noch in demselben zu unterscheidende Körnchen darauf hinweisen, daß sich dasselbe aus einem kleinen Gerüstabschnitt entwickelt hat. Der Kern *d* schließt eine größere Anzahl zackiger Stärkeknoten ein und außerdem sind deren 2 in seine Wand eingelagert und prominieren etwas sowohl nach außen als nach innen.

---

1) PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. 16.

In *a* war dem Kernumfang ein 3 kleine Stärkeknötchen einschließendes Protoplasmaklümpchen angelagert. — Beim Zerzupfen von Schnitten, die mit Chlorzinkjod behandelt worden sind, gelingt es leicht, eine größere Anzahl von Kernen ganz zu isolieren und dadurch ihre Prüfung auf Stärkeeinschlüsse zu erleichtern. — Auch in vereinzelten Kernen aus den Zellen der Nährblätter der Tulpenzwiebel waren Stärkekörner von der Größe eines Kernkörperchens enthalten.

Die Thatsache, daß Stärke sowohl in assimilierenden Teilen als in ungefärbtem netzförmigen Protoplasma und in Kernen in der Substanz der Netze oder gleichzeitig auch in der Grundsubstanz gebildet wird, in welche die Netze eingebettet sind, war von mir bereits festgestellt und veröffentlicht worden, ehe noch eine Abhandlung von SCHIMPER[1]) erschienen war, in welcher derselbe die merkwürdige Behauptung aufstellt, daß in chlorophyllfreien stärkebildenden Pflanzenteilen sich die Stärke ausschließlich in eigentümlich lichtbrechenden und eigentümlich geformten Körperchen entwickelt, welche er Stärkebildner nennt und als unentwickelte Chlorophyllkörper betrachtet, die unter dem Einfluß des Lichts sich zum Teil zu solchen umzubilden vermögen. Aus meinen früheren und aus den im folgenden mitgeteilten Beobachtungen geht dagegen hervor, daß sich Stärke in jedem Teil des protoplasmatischen Zellinhalts entwickeln kann, nicht bloß in eigentümlich lichtbrechenden und eigentümlich geformten Körperchen, und daß es mithin ganz ungerechtfertigt ist, die letzteren als Stärkebildner zu bezeichnen und auf Grund dieser ihnen ausschließlich zugeschriebenen Funktion sie von dem übrigen protoplasmatischen Zellinhalt zu trennen [2]).

Zur Untersuchung der Vorgänge bei Bildung von Stärke in nicht assimilierenden Pflanzenteilen dienten die Knollen von

---

1) Untersuchung über die Entstehung der Stärkekörner. Botan. Zeitung 1880. No. 52.

2) Auch MIKOSCH (Wiener Sitzungsber. 1885, 1. Abt.) weist die Behauptungen SCHIMPER's zurück, da er in lebhaft vegetierenden, plasmareichen Organen Stärke nicht in besonderen Körpern des Zellinhalts, sondern an beliebigen Stellen des Zellplasmas fand (Zea Mais) und weil bei den BÖHM'schen Versuchen nach Zuckerzufuhr wohl zahlreiche Stärkekörner aber keine Stärkebildner entstehen. Da es keine Schwierigkeiten hat, festzustellen, daß entsprechend den vollkommen richtigen Angaben früherer Beobachter überall im Protoplasma (im wandständigen wie in dem den Kern umschließenden) und

Phajus grandifol., Orchis bif., Cyclamen europ., wie die Tulpenzwiebel.

Abgesehen von dem protoplasmatischen, zur Stärkebildung in unmittelbarer Beziehung stehenden Zellinhalt fanden sich stark glänzende, scharfkantige Kristalloide vereinzelt in den Zellen der Nährblätter der Tulpenzwiebel (Taf. IV, Fig. 8, II, Fig. II) und in den Zellen des Knollenparenchyms von Cyclamen (Fig. 8, I), in letzteren hie und da auch in den Intercellularräumen neben Protoplasma oder neben aus demselben hervorgegangenen neugebildeten Membranlamellen. Ähnliche Kristalloide waren hie und da auch im Rindenparenchym von Phajus enthalten, die ihre Abstammung vom Protoplasma auch dadurch zu verraten scheinen, daß ihre im übrigen homogene Substanz noch hie und da Streifen von körniger oder von körnigfädiger Substanz einschließt (Fig. 8, III). Daneben finden sich aber in manchen Abschnitten des Rindenparenchyms in überaus großer Zahl, spärlicher in den Zellen des Marks, hell-tiefblau gefärbte, meist sehr kleine, gleichfalls aus Protoplasma hervorgegangene Kristalloid und Farbstoffkörper [1]) eingestreut. Die kleinsten treten in Form einzelner blauer, eckiger Körnchen und Knötchen auf, größere, vom Durchmesser eines Kernkörperchens bis zu dem eines kleinen Kerns, lassen häufig noch eine Zusammensetzung aus einzelnen blauen Körnchen und mit ihnen verbundenen blauen Fäden erkennen, sind mitunter rundlich, sehr häufig aber eckig und greifen mit einzelnen blauen stielartigen Fortsätzen in das umgebende Protoplasma aus (Fig. 8, V). Manche der größeren Formen Formen, wie sie in der Rinde, dem Mark und in den Gefäßen meist nur vereinzelt, hie und da aber auch in größerer Zahl vorkommen, besitzen ein ausgesprochen kristallinisches Gefüge, erscheinen als einzelne oder zu Büscheln gruppierte und von einem gemeinschaftlichen Mittelpunkt ausstrahlende Nadeln und werden mitunter noch von homogenem ungefärbten Protoplasma umschlossen oder schließen ungefärbte Protoplasmafäden und Körnchen zwischen sich ein (Fig. 8, IV, *a, b, c*).

---

in Kernbändern sich kleine Stärkekörnchen und Knötchen entwickeln können, so ist es schwer begreiflich, wie de Vries, Sachs, Strasburger u. a. eine für die Physiologie der Zelle so wichtige Thatsache ganz übersehen und ohne das geringste Bedenken die Behauptungen und Angaben Schimper's adoptieren konnten.

1) Nach Müller-Thurgau entsteht der blaue Farbstoff hier wie bei einigen anderen Orchideen aus dem Chromogen des Indigo beim Absterben der Zelle. (Landwirtsch. Jahrbücher, Bd. 9, S. 157.)

Nur ganz ausnahmsweise waren in Kernen des Rindenparenchyms kleine blaue Kristalloide enthalten, etwas häufiger in Leukoplasten.

An mit Jod behandelten Präparaten lassen sich auch die Formen mit nicht ausgeprägtem kristallinischem Gefüge durch die andere Nüance ihres Blau von kleinen Stärkekörnern unterscheiden.

Durch absoluten Alkohol und Amylalkohol werden die Kristalloide nicht entfärbt, dagegen löst sich der Farbstoff in Chloroform im Verlauf einer Stunde.

In konzentrierter Schwefelsäure verblassen die Kristalloide, werden im Verlaufe einer halben Stunde ganz entfärbt und lassen neben derberen faserigen und körnigen Gebilden eine sehr fein und blaß granulierte Substanz zurück.

In rauchender Salpetersäure entfärben sie sich im Verlaufe von 5—10 Minuten und lassen Klümpchen oder Schollen protoplasmatischer, sehr blaßgelber Substanz zurück, die sich nach Zusatz von Ammoniak tiefer gelb färbt; bei der Entfärbung treten Stäbchen, Nadeln und Fäden, wie Körner und Körnchen zuerst deutlicher vor, dieselben verbacken aber dann, zum Teil unter körnig werden der ersteren zur Bildung rundlicher Körper von fädigem oder granuliertem Aussehen, die noch einzelne Knoten und Stränge enthalten.

Durch konzentrierte Chromsäure werden die Kristalloide im Verlaufe von ein paar Minuten entfärbt.

Neben fein körnig-fädigem oder mehr oder weniger deutlich genetztem, blassem Protoplasma enthalten die Parenchymzellen der Knollen der genannten Pflanzen und der Zwiebelnährblätter der Tulpe in großer Verbreitung protoplasmatische Massen von anderer Beschaffenheit: homogene, stark glänzende, ungefärbte oder gelbliche Körper und aus diesen hervorgegangene Netzlamellen oder Schichten, die gleichfalls durch ihren Glanz und häufig durch eine gelbe Färbung ausgezeichnet sind (Taf. IV, Fig. 6 v. Cyclamen). Dieselben sind bald rund, oval oder spindelförmig, bald sehr unregelmäßig gestaltet und mit zackigen Fortsätzen versehen, liegen ganz frei im Zellinnern oder hängen mit der Wandschicht zusammen oder bilden einen Teil der letzteren. Die homogenen Körper wandeln sich unter Vakuolisierung in genetzte um, und häufig trifft man solche, die zum Teil homogen, zum Teil vakuolisiert und zum Teil genetzt sind. Die Netze zeigen nach Weite der Maschen und Stärke der Netzteile sehr beträchtliche Verschiedenheiten, aber

auch engmaschige und feinfädige Netze sind noch durch den Glanz der Netzsubstanz und die häufig gelbliche Färbung derselben ausgezeichnet. Die einen Teil des Wandbelegs bildende homogenen oder genetzten glänzenden Massen gehen häufig ohne scharfe Grenze und unter Abnahme ihres Glanzes in das umgebende netzförmige, blasse Protoplasma über, scheinen sich direkt in das letztere umzuwandeln, eine Vorstufe desselben darzustellen.

Der Kürze wegen bezeichne ich im folgenden das glänzende, homogene oder genetzte, einen Teil des Wandbelegs bildende oder in den letzteren sich fortsetzende Plasma als Aglaoplasma (von *ἀγλαὸς*, glänzend), und homogene oder genetzte, frei im Zellinnern liegende glänzende Körper als Aglaoplasten.

Im Knollen von Orchis bif. waren homogene Aglaoplasten in manchen Zellen des Rindenparenchyms enthalten.

In den Nährblättern der Tulpenzwiebel fanden sich große und kleine homogene wie genetzte Aglaoplasten und ebenso homogenes oder genetztes Aglaoplasma in großer Verbreitung und Häufigkeit.

Im Knollen von Cyclamen enthalten nicht bloß zahlreiche Zellen des Parenchyms Aglaoplasma und Aglaoplasten, sondern häufig auch die Zellen des Weichbastes. Gelbe bis braune, runde oder unregelmäßig geformte homogene, vakuolisierte oder fein granulierte Aglaoplasten erfüllen außerdem in großer Zahl die Zellen innerhalb eines braunen, längs der Abgangsstelle der Wurzeln sich hinziehenden Streifens am unteren Umfang des Knollens. Innerhalb der Wurzeln waren größere gelbe und braune Aglaoplasten in den Epidermiszellen, in der Rinde und in der Umgebung der Gefäße enthalten, vereinzelte innerhalb der Gefäße, während im übrigen das Parenchym nur kleinere braune und gelbe Körner in wechselnd dichter Stellung enthielt.

In der Rinde des Scheinknollens von Phajus waren Aglaoplasma und Aglaoplasten in wechselnder Häufigkeit enthalten, in geringerer Menge in den Zellen des Marks, nur in der Umgebung der Gefäße mitunter in größerer Zahl, selten innerhalb derselben. An Stellen, wo sie im Rindenparenchym fehlten, enthielten die Zellen des letzteren zu 1 oder mehreren runde oder ovale Gebilde (Leukoplasten), die in einem zarten und sehr dichten Stroma einzelne derbere Knötchen und Stränge einschließen. Hie und da finden sich Gruppen von Zellen, in welchen sich aus homogenen Aglaoplasten neben feinkörniger, einzelne derbere Körner und

Knoten einschließender Substanz glänzende, meist ziemlich derbe, gerade, zickzackförmig oder geschlängelt verlaufende Fasern entwickelt haben, die nur spärliche Anastomosen eingehen, bald unter vielfachen Überkreuzungen einen dichten Knäuel bilden, bald isoliert in den Zellraum einragen, in körniger Substanz oder in kleinen Klümpchen homogener Substanz wurzeln und mitunter knotige Verdickungen tragen (Taf. IV, Fig. 7, I u. II).

Aglaoplasma und Aglaoplasten geben die Xanthoproteinreaktion und werden durch Jod meist intensiver gelb gefärbt als das blasse, feinkörnig-fädige oder genetzte Protoplasma. Im Parenchym des Knollens von Cyclamen wurden sie durch Eosin nicht, die Aglaoplasten im Scheinknollen von Phajus zum Teil, die aus ihrer Differenzierung hervorgegangene Netzsubstanz dagegen immer lebhaft gefärbt.

Aglaoplasma und Aglaoplasten zeigen die gleiche Beschaffenheit wie in Schnitten von gehärteten Präparaten in frisch mit 1proz. Zuckerlösung untersuchten Schnitten. Zur Härtung der Knollen und Zwiebeln war erst eine Lösung von chromsaurem Ammoniak und nach Auswaschen des letzteren Spiritus verwendet worden. Aglaoplasma, Aglaoplasten, Protoplasmanetze und fein und blaß körnig-fädige Protoplasmamassen werden auf Zusatz einer konzentrierten Lösung von chromsaurem Ammoniak zu dem in 1proz. Zuckerlösung befindlichen Präparat nicht merklich verändert, während die Kerne etwas quellen, ihre Netzstruktur dunkler und deutlicher wird. — Läßt man absoluten Alkohol zu einem frischen Präparat treten, so bleiben manche Netzlamellen und Netzschichten gleichfalls unverändert, während in anderen die Septen der Netze körnig werden, so daß die ursprünglich vorhandene scharfe Zeichnung ganz verloren geht. Schichten dicht- und feinkörnigen Protoplasmas bleiben unter Einwirkung des Alkohols unverändert oder werden dunkler und trüber, die vorher sehr blassen Körnchen und Fäden treten deutlicher hervor.

Stärkekörner entstehen sowohl im Aglaoplasma und in Aglaoplasten als in wandständigem oder das Zellinnere einnehmendem Protoplasma von gewöhnlicher Beschaffenheit. Ihr Wachstum erfolgt immer durch Apposition auf Kosten der umgebenden Substanz des Protoplasma, des Aglaoplasma wie der Aglaoplasten.

1) Aglaoplasma und Aglaoplasten schließen häufig kleinste und größere Stärkekörner in ihrer homogenen oder genetzten Substanz

ein (Taf. IV, Fig. 4, I—VII von Cyclamen), innerhalb der Netze so, daß die Stärkekörner knapp von den Netzfäden umschlossen werden. In wandständigem homogenen Aglaoplasma liegen die Stärkekörner ziemlich häufig in Reihen hintereinander und sind bald vollständig in das letztere eingebettet, bald prominieren sie mit einem Teil ihres Umfangs frei in das Zellinnere. Stärkehaltige homogene oder genetzte Aglaoplasten von Spindel oder Kahnform (die sogen. Stärkebildner Schimper's) finden sich häufig im Knollen von Cyclamen und in der Tulpenzwiebel, und in ersterem war die Mehrzahl der überhaupt vorhandenen Stärkekörner in Aglaoplasma und in Aglaoplasten eingebettet.

In homogenem Aglaoplasma und in homogenen Aglaoplasten vollzieht sich die Stärkebildung, ohne daß ihre Substanz, abgesehen von ihrem Glanz, eine merkliche Änderung erfährt, dieselbe bewahrt ihre homogene Beschaffenheit, nimmt auf Jodzusatz bald nur eine blaß blaue, bald eine tief blaue Färbung an und die gefärbten Abschnitte sind von der umgebenden glänzenden, nicht geblauten Substanz bald scharf geschieden, erscheinen als besondere, in die letztere eingelagerte Körper, bald gehen sie in die letztere ohne alle scharfe Grenze, unter ganz allmählicher Abnahme der Blaufärbung über. Taf. IV, Fig. 4, III, ist eine größtenteils homogene Scholle abgebildet, die zum größten Teil durch Jod eine blaue Färbung angenommen hat, ein paar Gruppen dunkler geblauter Körnchen einschließt, im Bereiche ihres Umfangs rechts aber noch ein glänzendes Aussehen und eine gelbliche Färbung darbietet. In Fig. 4, I u. II, liegen je ein kleines und ein größeres ziemlich scharf umschriebenes Korn in einem homogenen Aglaoplast.

Innerhalb genetzten Aglaoplasmas und genetzter Aglaoplasten erfolgt das Wachstum der Stärkekörner auf Kosten der umgebenden Netzsubstanz. Man sieht sehr häufig, namentlich bei Cyclamen, daß die fädige Einfassung eines Korns zur Hälfte, zum dritten Teil oder nur in ganz beschränkter Ausdehnung eine nur blaß blaue Färbung angenommen hat, oder daß etwas breitere Streifen blaß blauer Netzsubstanz einen Teil der Kornperipherie unmittelbar, mitunter in Form einer halbmondförmigen Kappe angelagert oder von der Kornperipherie noch durch eine schmale Zone nicht geblauten Aglaoplasmas getrennt sind. Seltener geht das Weiterschreiten der Stärkebildung in mehr radiärer Richtung, senkrecht zur Oberfläche des Korns, vor sich, es erscheint dann das letztere mit kleinen knötchen-knopfförmigen

Erhabenheiten oder mit kurzen Zäckchen besetzt, oder es liegen in der unmittelbaren Nachbarschaft desselben, aber noch nicht mit ihm verschmolzen, kleine runde oder ovale, aus Netzteilen hervorgegangene Stärkekörnchen.

2) Die Vorgänge bei Bildung und Wachstum der Stärkekörner in blassem Protoplasma von gewöhnlicher Beschaffenheit sind denen in Chlorophyllkörpern und im Protoplasma assimilierender Zellen ganz analog und auch ganz unabhängig davon, ob sie sich in wandständigem, in im Innern der Zellen enthaltenem Protoplasma oder in besonderen, vom übrigen protoplasmatischen Zellinhalt gesonderten Körpern, Leukoplasten, vollziehen. Das Wachstum der Stärkekörner war von dem der in Aglaoplasma oder in Aglaoplasten eingeschlossenen Stärkekörner an den untersuchten Objekten nur insofern unterschieden, als dasselbe häufiger unter Bildung zackiger, stielartiger oder lappiger Fortsätze erfolgt, mit welchen das Korn in das umgebende Protoplasma ausgreift und durch dieselben sehr unregelmäßige Formen erhält.

Die kleinsten Stärkekörner erscheinen nach Behandlung der Schnitte mit Jod-Jodkaliumlösung als violette oder blaue Knötchen, von denen die kleinsten nur den Durchmesser eines derberen Netzknotenpunktes, etwas größere den eines Kernkörperchens besitzen. Sie liegen vereinzelt oder in Gruppen dicht zusammen, sind rund oder eckig und greifen ziemlich häufig mit fädigen oder zackigen, teils ungefärbten, teils deutlich blaß blauen Fortsätzen in das umgebende Protoplasma ein. Wenn die kernkörpergroßen Körner nur blaß durch Jod gefärbt sind, läßt sich häufig eine Zusammensetzung derselben aus Körnchen und aus sehr kurzen und feinen, zum Teil mit diesen verbundenen Fädchen erkennen, auch erscheint dann meist das ganze Gebilde nach außen durch einen fädigen, vollständigen oder unterbrochenen, aus Stromateilen gebildeten Kontur begrenzt. In großer Häufigkeit fanden sich zu 1 oder mehreren derartige Stärkekörner in den Leukoplasten des Rindenparenchyms vom Phajusknollen (Taf. IV, Fig. 5, I). An Körnern, die in einer sehr dünnen Protoplasmaschicht eingeschlossen sind, läßt sich feststellen, daß die blaue oder violette Färbung bald sowohl an den Fäden und Körnchen als an der Grundsubstanz haftet, bald nur an den ersteren, die auch bei gleichzeitiger Färbung der Grundsubstanz mitunter dunkler als diese gefärbt sind. Hie und da finden sich auch sehr kleine Körner, an welchen nur ihre fädige, mit Körnchen oder mit kleinen zackigen Fortsätzen besetzte Grenzlinie eine deutlich blaue oder violette Färbung zeigt, während ihr

Inneres ganz ungefärbt geblieben ist (Taf. IV, Fig. 5, III v. Phajus) so daß sie als sehr kleine blaue oder violette Ringel erscheinen und außerdem in der unmittelbaren Umgebung kleiner und größerer Körner, hie und da auch ohne diese, vereinzelt, zu mehreren oder neben stärkehaltigen Knötchen im Protoplasma eingestreut stärkehaltige Fäden und strangförmige Gebilde, die bei geradem oder etwas gebogenem Verlauf mitunter am Ende oder in der Mitte etwas knotig aufgetrieben sind und zum Teil ein körniges Aussehen besitzen (Taf. IV, Fig. 5, II u. X v. Phajus, Fig. 3, I von d. Tulpenzwiebel).

Die Menge der Stärke ist häufig schon in den kleinsten Körnern so beträchtlich, daß sie durch Jod eine tiefblaue Färbung annehmen, daneben finden sich aber auch größere Körner von teils runder oder ovaler, teils sehr unregelmäßiger, ausgezackter, mitunter gelappter Form (Taf. IV, Fig. 3, II, III, IV, VI, Fig. 5, VI' VIII, IX, X, Fig. 4, X, XII), die nur eine blaß blaue oder zum Teil eine blaß, zum Teil eine gesättigt blaue Färbung angenommen haben. Innerhalb der nur blaß gefärbten Abschnitte lassen sich sehr häufig Stromateile des Protoplasma als einzelne Körnchen und Fäden oder als Netzbruchstücke bald nur stellenweise, bald in der ganzen Ausdehnung der ersteren unterscheiden (Fig. 3, II, IV, V, Fig. 4, VIII—XI, Fig. 5, VIII u. IX), es hat also hier die Stärkebildung größere Netzabschnitte betroffen, es ist aber weder zum Schwund der Netzteile gekommen, noch ist die Menge der Stärke so beträchtlich, daß dadurch die ursprünglichen Strukturverhältnisse verdeckt worden wären. Es werden hier wie in den kleinen Körnern Stromateile und Grundsubstanz bald gleichmäßig durch Jod gefärbt, bald nur die ersteren oder dieselben wenigstens dunkler als Grundsubstanz. Einzelne der Körnchen und Netzknötchen sind häufig dicker und tiefer blau gefärbt, außerdem trifft man im Innern blaß blauer Netzabschnitte mitunter kleine stärkereichere, dunkler blau als die letzteren gefärbte, rundliche oder eckige, mit Fortsätzen versehene Körper, die eine körnige Beschaffenheit bald noch erkennen lassen, bald nicht (Fig. 3, IV, Fig. 5, VI); auch in Stärkekörnern, die von protoplasmatischen Teilen in ihrem Innern gar nichts mehr erkennen lassen, sind häufig einzelne Stellen beträchtlich tiefer gefärbt als die übrigen, ist also die Stärkebildung nicht gleichmäßig vorgeschritten (Fig. 3, VI).

Unter den vom Umfang der Stärkekörper abtretenden stärkehaltigen Fortsätzen sind die derberen, zackigen, stielförmigen, kolbigen oder gelappten (Fig. 3, IV u. VI, Fig. 4, XII, Fig. 5, VIII

bis XIII) zum Teil homogen, zum Teil lassen sie ebenfalls noch eine körnig-fädige Beschaffenheit ihres Innern erkennen (in XII, Fig. 5 längs des sägeförmig ausgezackten Randes des hakenförmigen Stärkekörpers) oder besitzen eine fädige Einfassung. Die einzelnen von der Peripherie des Korns ab- oder aus demselben austretenden Fäden (Fig. 3, II) werden nur zum Teil durch Jod geblaut. In Fig. 4, IX, X u. XI gehen von den Stärkekörpern sowohl derbere zackige Fortsätze als einzelne Fäden ab; am unteren Umfang von XII, Fig. 4, waren dieselben blau gefärbt und untereinander netzförmig verbunden.

Da die derberen zackigen oder gelappten, blaß blau sich färbenden Fortsätze der Stärkekörper häufig noch protoplasmatische Strukturen in ihrem Innern wahrnehmen lassen und da die einzelnen feinen vom Umfang der Stärkekörper oder von ihren derberen Fortsätzen abtretenden, zum Teil sich licht blau färbenden Fäden sich unmittelbar in die umgebenden Protoplasmanetze fortsetzen, zu Teilen derselben werden, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Stärkekörner, wie sie aus protoplasmatischen Teilen hervorgegangen sind, auch hier, ebenso wie im Aglaoplasma und in Aglaoplasten, auf Kosten derselben wachsen. Zu einer allseitigen und mehr gleichmäßigen Dickenzunahme des Stärkekörpers kommt es dann, wenn die Fortsätze mit ihrem Längenwachstum sich gleichzeitig von der Abgangsstelle aus auf Kosten der umgebenden Netzsubstanz verdicken, um schließlich mit ihren basalen Abschnitten zu konfluieren.

Häufiger als in der eben beschriebenen Weise unter Bildung von mehr oder weniger dicht und senkrecht oder schräg zur Oberfläche des Körpers gestellten Fortsätzen, erfolgt, wie im Aglaoplasma und in Aglaoplasten auch im blassen, netzförmigen Protoplasma das Wachstum der Stärkekörner unter Anlagerung neuer stärkehaltiger Lamellen oder Schichten des letzteren, die das Korn vollständig oder teilweise umschließen, ihm unmittelbar angelagert oder von seiner Oberfläche noch durch eine schmale Zone stärkefreien Protoplasmas getrennt sind.

Die das Korn umschließende Protoplasmaschicht bietet mitunter keine Besonderheiten ihrer Beschaffenheit dar, überaus häufig aber erscheinen Stärkekörner von allen Größen eingefaßt von einer im Durchschnitt ring- oder spangenförmigen Hülle von verdichtetem, etwas stärker glänzenden Protoplasma, das entweder homogen erscheint oder aus sehr dicht zusammengedrängten, zum

Teil auch derberen, etwas glänzenden Körnchen und Fäden besteht und sich durch Eosin häufig dunkler färbt als das übrige Protoplasma. Nach ihrem Glanz könnte man versucht sein, die Hülle vom Aglaoplasma abzuleiten, das bei Bildung der Stärke nicht ganz verbraucht worden ist, indessen erscheint dies deshalb wenig wahrscheinlich, weil sie nie die häufig gelbe Färbung des ersteren zeigt und bei Stärkekörnern sehr verschiedener Größe das sie umgebende Protoplasma immer blaß, nicht glänzend war. Ist die Hülle derber, so macht sie den Eindruck einer das Korn umschließenden Kapsel, auf die neuerdings auch Russow [1]) aufmerksam geworden ist, der nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure jedes Korn von einer Plasmahaut umschlossen sah und die vollkommen unmotivierte Behauptung aufstellt, daß die Bildung sämtlicher Stärkekörner innerhalb Plasmasäckchen vor sich gehe. An den von mir untersuchten Objekten sind die Plasmahüllen ohne jede Behandlung der Schnitte und sehr leicht wahrzunehmen.

Schon Stärkekörner, die nur den doppelten Durchmesser eines Kernkörperchens besitzen, zeigen mitunter eine solche Einfassung, viel häufiger ist sie bei solchen von der Größe eines Chlorophyllkorns oder eines Kerns, und wenn dieselben in Gruppen zusammenliegen, macht es den Eindruck, als gehöre die Kapsel nicht sowohl dem übrigen Protoplasma als den Stärkekörnern selbst an. Umfangreiche, den Zellenraum zum großen Teil erfüllende Stärkekörner besitzen zum Teil gleichfalls eine solche kapselartige Hülle, sehr häufig ist dieselbe aber hier unvollständig oder läuft in eine größere, einem Teil des Kornumfangs häufig kappenförmig aufsitzende Schicht Protoplasmas (sogen. Stärkebildner) aus, wie sie namentlich an zuckerhutförmigen Körnern deren Basis umgreift. Anderen großen Körnern fehlt eine solche Hülle ganz, sie liegen völlig frei oder es haften kleinere oder größere Protoplasmamengen nur einzelnen Teilen ihres Umfangs an, ohne aber eine besondere Beschaffenheit darzubieten.

Auch die von einer Kapsel eingeschlossenen Stärkekörner wachsen durch Apposition, indem die erstere ganz, oder wenn sie derber ist, nur mit einer inneren, äußeren oder mittleren Lamelle stärkehaltig und durch Jod blaß blau gefärbt wird. Häufig ist aber die Kapsel nur zur Hälfte, zu $^1/_3$ ihres Umfangs oder in ganz beschränkter Ausdehnung und dann mitunter an mehreren Stellen stärkehaltig, andere Male enthält sie nur ein paar Stärke-

1) Sitzungsbericht der Dorpater Naturforschergesellsch. Aug. 1884.

körnchen oder kleine Stärkekörner. In Taf. IV, Fig. 5 XI sitzt dem oberen Umfang des tiefblauen Korns eine blaßblaue, teils netzförmige, teils homogene Kappe auf und von der Netzschicht zieht sich ein schmaler, feinkörniger, blaßblauer Saum längs des linken Umfangs des Korns herab.

Ziemlich häufig kommen auch Körner vor, welche zum Teil von einer stärkehaltigen Kapsel umschlossen werden, zum Teil aber mit stärkehaltigen buckel-, zipfelförmigen oder zackigen Fortsätzen in das umgebende Protoplasma eingreifen. Das Wachstum erfolgt also hier teils durch Anlagerung konzentrischer Schichten, teils von einzelnen Stellen der Oberfläche ausgehend in einer zur letzteren mehr oder weniger senkrechten Richtung.

Im Innern mancher kleinerer, anscheinend durch Anlagerung konzentrischer Schichten sich vergrößernder Körner ist noch ein lichter blau als die Hülle gefärbter, blasse Körnchen und Fäden einschließender Kern zu unterscheiden, wie Taf. IV, Fig. 3, VII und Fig. 4, XIII. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um Lösung der Stärke in den zentralen Partien des Korns, da nach Baranetzky [1]) derartige Formen bei Phaseolus multiflorus sowohl bei der Keimung als bei künstlichen Lösungsversuchen wahrgenommen wurden, ebenso in treibenden Kartoffelknollen und in keimenden Roßkastaniensamen; mit Fortschreiten der Lösung nach der Peripherie nimmt die Höhlung an Umfang zu, ihre Wandung wird durchbrochen und schließlich ganz oder bis auf geringe Reste gelöst.

Wollte man die von mir auf das Wachstum der Stärkekörner bezogenen Wahrnehmungen auf eine beginnende Lösung der Stärke zurückführen, so würde immerhin der Umstand, daß Netzteile in den peripheren Abschnitten und in den Fortsätzen der Stärkekörner nachgewiesen wurden und mit dem umgebenden Protoplasma zusammenhängen, beweisend dafür sein, daß die letzteren auf Kosten des Protoplasmas gewachsen waren. Es sind aber die Formen, welche die Körner bei Lösung der Stärke darbieten, verschieden von den auf ihr Wachstum bezogenen, es entstehen im ersteren Fall Defekte, größere und kleinere Spalten, Lücken und Löcher an den Körnern, partielle Aushöhlungen, und auch bei der künstlichen Verdauung bieten die stärkehaltigen Reste der Körner nur ganz vereinzelte Formen dar, die den auf das Wachs-

1) Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen. Leipzig 1878.

tum bezogenen ähnlich sind (Taf. V, Fig. 4), während feinere zackige Fortsätze ganz fehlen.

Da die Stärkekörner überall auf Kosten des Protoplasmas wachsen, liegt natürlich der Schluß nahe, daß ganz frei liegende Körner überhaupt nicht mehr wachsen und teilweise frei liegende nur, soweit sie noch einen Protoplasmaüberzug besitzen. Dagegen muß ich auf von mir zuerst gemachte, frühere Befunde verweisen, nach denen in Zellen mit Protoplasmaströmungen und im Inhalt der Köpfchen der Drüsenhaare von Pelargonium geformte Teile sich verflüssigen, aus flüssigem Plasma geformte Teile sich wieder differenzieren können [1]); nun können diese Befunde selbstverständlich nicht ohne weiteres auf Zellen anderer Art übertragen werden, immerhin läßt sich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, daß derartige Vorgänge auch in stärkehaltigen Zellen stattfinden, daß aus ihrem flüssigen Inhalt sich Schichten dichteren, homogenen oder netzförmigen Plasmas differenzieren, dem Umfang von bereits vorhandenen nackten Stärkekörnern anlagern und auf diese Weise neues Material zum Wachstum der letzteren liefern.

War die Angabe SCHIMPER's, daß die Stärkekörner in nicht assimilierenden Organen mit ihrer Entwickelung an ganz besondere Körper des Zellinhalts, die Stärkebildner, gebunden seien, einfach falsch, so läßt seine Hypothese über das Wachstum der Stärkekörner an Unklarheit nichts zu wünschen übrig, während er über das Verhalten des Protoplasmas bei Bildung und Wachstum der Stärkekörner nicht das geringste ermittelt hat [2]).

---

1) Beobachtungen etc., S. 50 u. flgd.; Untersuchungen über Struktur etc., S. 255 u. flgd.

2) Sch. hat als Referent von meinen Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen dieses Werk als ebenso oder womöglich noch mehr unbrauchbar als meine früheren Arbeiten bezeichnet und bedauert, daß ich trotz dem absprechenden Urteil der meisten Referenten Muße und Zeit „auf" pflanzliche Objekte verliere. Ich hatte nicht die geringste Veranlassung mich von diesem absprechenden Urteil beeinflussen zu lassen, immerhin habe ich es bedauert, Zeit mit polemischen Bemerkungen verlieren zu müssen, die ich lieber anderweitig verwendet hätte. Ich möchte aber bei dieser Gelegenheit SCHIMPER, MEYER und anderen Referenten, denen es an der nötigen Beobachtungsgabe fehlt, anempfehlen, das Bestehen der in Abrede gestellten und schon ohne Anwendung starker Vergrößerungen sichtbaren Strukturverhältnisse — wie das Vorkommen von Membranlücken, das Vorkommen von Protoplasma, von Stärke- und Chlorophyllkörnern in Intercellularen, das Auftreten kleinster Stärkekörnchen im wandstän-

Da die jüngsten Teile der Stärkekörner häufig, mitunter auch ihr Inneres ganz oder teilweise protoplasmatische Strukturen erkennen lassen, ließ sich vermuten, daß diese Strukturen von entstärkten Körnern deutlicher vortreten würden. Entsprechend dieser Vermutung zeigte sich auch an Schnitten (Tulpenzwiebel, Phajusknollen), deren Stärkekörner durch eine 5—10 Stunden lang oder noch länger fortgesetzte Einwirkung von Speichel oder Pankreassaft bei 45 ° C. teilweise oder ganz entstärkt worden sind, daß die Stärkecellulose nur bei einem Teil der Körner ein vollkommen homogenes Aussehen darbietet, gleichviel ob die Körner von verdichtetem oder nicht verdichtetem Protoplasma umschlossen werden oder ganz frei im Zellinnern liegen; daneben finden sich aber in großer Häufigkeit andere, welche bald nur in der Peripherie, bald auch im Innern Strukturen erkennen lassen, die denen des Protoplasma gleichen und sich direkt in das letztere von der Kornperipherie aus fortsetzen.

Die in der Stärkecellulose eingeschlossenen Körnchen und Fäden sind meist blaß und fein, blässer als die in der Kapsel enthaltenen, schließen aber nicht selten einzelne derbere und stärker brechende oder Gruppen derselben ein. Nach ihrer Menge und der Art ihrer Verteilung zeigen sie ein verschiedenes Verhalten.

Manche im übrigen in den entfärbten Abschnitten homogene Körner werden zum Teil oder ringsum eingefaßt durch einen sehr zarten, blassen, teils feinfädigen, teils feinkörnigen Saum, der nach außen durch die Innenfläche der Kapsel begrenzt wird, aber nicht dieser sondern einem sehr zarten, die Peripherie des Korns umspinnenden Fadenwerk zugehört. An Körnern ohne Kapsel oder im Bereiche von Lücken derselben ragen feine und kurze Fäden frei nach außen vor (Taf. V, Fig. 5 u. 6) oder senken sich in eine anliegende Schicht nicht verdichteten Protoplasmas ein.

An anderen Körnern bietet streckenweise die ganze periphere Schicht der Cellulose eine fein und blaß körnig-fädige Beschaffenheit dar, wie in Fig. 1—4, oder greift von der Peripherie tiefer in das Innere des Korns ein, wie in Fig. 9. In Fig. 1 und 3

---

digen Protoplasma, in den Kernbändern und in dem den Kern ausschließenden Protoplasma, die Chlorophyllmetamorphose geschwellter Cutikularschnitte der Blattepidermis von Euphorbia — sich von etwas geübteren und befähigten Teilnehmern an einem mikroskopischen Kurs demonstrieren zu lassen.

umgreift, von dem granulierten Abschnitt der Peripherie des Korns ausgehend, ein feiner fädiger Kontur nach innen von der Kapsel einen Teil des Kornumfangs. Auch im Innern der entstärkten Abschnitte finden sich mitunter Körnchen und Fäden vereinzelt, trupp- oder reihenweise (Fig. 7 u. 8) oder durchsetzen dasselbe in mehr oder weniger gleichmäßiger Verbreitung und dichter Stellung (Fig. 10—12), schließen mitunter auch vereinzelte derbere, stärker brechende Körnchen ein, wie truppenweise Anhäufungen derselben (Fig. 11). Von der körnig-fädigen Peripherie der entstärkten Kornsubstanz sieht man beim Fehlen einer besonderen dichteren Hülle auch hier feine Fäden frei abtreten (Fig. 4, 9, 13) oder sich in das umgebende Protoplasma einsenken.

Die Cellulose einzelner Körner schließt derbere blasse Körner, Fasern und Stränge ein (Fig. 6, 8, 13) oder zeigt Andeutungen eines geschichteten Gefüges (Fig. 2, 5, 9).

Da zahlreiche entstärkte Körner vollkommen homogen sind, keine Spur von protoplasmatischen Einschlüssen in der Cellulose erkennen lassen, könnte man vermuten, daß homogene Kornsubstanz aus einer Umwandlung von homogenen Protoplasma hervorgegangen sei, feinkörnig-fädige Kornsubstanz aus feinkörnig-fädigem Protoplasma, daß das Protoplasma also überall, wenigstens morphologisch, die Beschaffenheit bewahrt habe, welche es bei Bildung von Stärke und Stärkecellulose ursprünglich hatte.

Da aber überaus häufig Körner vorkommen, welche nur in ihrer Peripherie noch protoplasmatische Einschlüsse erkennen lassen, während nach dem Innern zu die Cellulose ganz homogen wird, so erscheint es wahrscheinlicher, daß bei Bildung und Wachstum der Stärkekörner innerhalb netzförmigen Protoplasmas die Netzteile meist nur anfangs noch sichtbar bleiben, bei weiter gehender Bildung von Stärke dagegen schwinden. Ob und wie weit aber dies Schwinden bewirkt wird lediglich durch zunehmende Einlagerung von Stärkemolekülen in das Protoplasma oder auf Kosten und unter zu Grunde gehen des letzteren, bleibt zunächst ganz dahingestellt.

Da auch in völlig entwickelten und ganz homogenen Membranen sich häufig das Vorhandensein von Eiweißverbindungen oder Spaltungsprodukten derselben nachweisen läßt, war es natürlich von Interesse festzustellen, ob das Gleiche bei der Stärkecellulose der Fall ist.

Zahlreiche darauf hin angestellte Prüfungen der Cellulosekörner von der Tulpenzwiebel und dem Knollen von Phajus mit-

tels der Xanthoproteinsäurereaktion haben nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen ein positives Resultat geliefert. Die Schnitte mit den Skeletten wurden vor dem Ammoniakzusatz entweder mit rauchender Salpetersäure behandelt oder mit sogen. konzentrierter Salpetersäure (von 1,18 spec. Gew.) 1—2 Minuten lang, bis zum Sieden der Flüssigkeit, erwärmt. Die bei weitem große Mehrzahl der Skelette blieb völlig farblos, während ihre protoplasmatischen Hüllen, das Protoplasma in der Umgebung und zum Teil auch die Membranen eine mehr oder weniger lebhafte gelbe Färbung angenommen hatten. Nur einzelne vollkommen oder zum größten Teil frei liegende, nicht von einer Kapsel umschlossene und in Protoplasma eingebettete homogene Skelette hatten eine deutlich blaßgelbe, ihnen nicht von umgebenden gefärbten Teilen mitgeteilte Färbung angenommen. Häufiger trat dieselbe in den peripheren Abschnitten der Skelette auf, soweit dieselben eine fein granulierte Beschaffenheit darboten, und zwar war die Färbung entweder eine mehr diffuse oder sie haftete an den Körnchen oder an diesen und den daneben sichtbaren feinen und kurzen Fädchen, die ihrerseits in der Peripherie des Korns mit den Protoplasmanetzen der Umgebung kontinuierlich zusammenhängen. Die Möglichkeit, daß auch ganz homogene Skelette noch Reste von Eiweißkörpern oder Spaltungsprodukte derselben einschließen, wird dagegen durch die meist negativen Befunde bei Anwendung der Xanthoproteinsäurereaktion nicht ausgeschlossen, und bedarf ihr Verhalten anderen Eiweißreaktionen gegenüber einer genaueren Prüfung.

Jod und den gebräuchlichen Färbemitteln gegenüber zeigt die Stärkecellulose ein wesentlich anderes Verhalten als die Membranen. Durch Jod-Jodkaliumlösung wurden bei nur einige Minuten langer Einwirkung nur einzelne Skelette blaßgelb gefärbt und häufiger die granulierten Abschnitte derselben als die ganz homogenen; an Skeletten von Phajusknollen wurden die Querstreifen nicht, wohl aber die körnige, zwischen ihnen befindliche Substanz gefärbt. Alaun - Borax - Lithionkarmin, Haematoxylin, Eosin, Hansteinsches Anilingemisch und Goldchlorid bewirkten keine Färbung.

Die Resultate der von mir bezüglich der Stärkebildung im Protoplasma, im Kern und in den Chlorophyllkörpern gemachten Beobachtungen fasse ich im folgenden zusammen.

Die Bildung der Stärke geht sowohl im Protoplasma als im Kern und in den Chlorophyllkörpern von den Netzteilen oder

von diesen und von der Grundsubstanz aus, in welche die Netze eingebettet sind.

Vereinzelt oder gruppenweise auftretende stärkehaltige, durch Jod blau oder violett gefärbte Netzteile erscheinen in Form von rundlichen Körnchen, von ausgezackten, mit einzelnen Fortsätzen in die umgebende Netzhaut eingreifenden Knötchen, von eine Netzmasche einschließenden Ringeln wie als einzelne Fäden oder als derbere faserige Stränge.

Die kleinsten, nur kernkörpergroßen Stärkekörner bestehen aus einem Netzklümpchen, in welchem entweder nur die Netzteile oder diese und die Grundsubstanz gefärbt sind, falls die Färbung nicht überhaupt zu tief ist, um Besonderheiten im Innern erkennen zu lassen. In Chlorophyllkörpern werden durch Jod-Jodkaliumlösung nicht bloß entfärbte Abschnitte gefärbt, sondern auch grüne Stromateile; die Färbung ist dann eine schmutzig violette und tritt erst allmählich, im Verlaufe von $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach Zusatz der Reagens ein.

Die Menge der gebildeten Stärke nimmt meist rasch zu, so daß auch kleine Körner sehr häufig von einer fädigen Struktur nichts erkennen lassen; hie und da trifft man dagegen zum Teil ziemlich unregelmäßig gestaltete Netzschollen, die den Durchmesser eines Kerns erreichen, ein netzförmiges Stroma noch mehr oder weniger deutlich unterscheiden lassen und in ihrer ganzen oder größten Ausdehnung durch Jod nur blaß blau gefärbt werden. Einzelne Stromateile sind häufig derber und dunkler gefärbt als die übrigen, auch schließen häufig blaß gefärbte Körner dunkler gefärbte und dabei ziemlich scharf umschriebene Netzabschnitte ein.

Das Wachstum der Körner erfolgt nur durch Apposition und nach einem doppelten Modus, entweder unter Bildung stärkehaltiger, zackiger, gestielter, lappiger, homogener oder Netzsubstanz einschließender Fortsätze, von denen, wie vom übrigen Umfang des Korns aus geblaute wie ungefärbte Netzfäden in das umgebende ungefärbte Protoplasma eingreifen, oder unter Bildung von stärkehaltigen, schalenartig einem Teil der Oberfläche des Korns sich unmittelbar anlegenden oder von der letzteren anfangs noch durch eine schmale ungefärbte Zone getrennten Lamellen von Netzsubstanz. Außerdem finden sich in der Umgebung der Körner häufig derbe, stärkehaltige Körnchen und Knötchen vereinzelt, trupp- oder reihenweise in das Protoplasma eingelagert, andere Male stärkehaltige Fasern oder Stränge.

Auch Stärkekörner, die von einer besonderen, dichteren, protoplasmatischen Kapsel umschlossen werden, vergrößern sich auf Kosten der letzteren, die ganz oder, falls sie derber ist, zunächst mit einer inneren, mittleren oder äußeren Lamelle stärkehaltig wird.

Bei manchen Stärkekörnern erfolgt das Wachstum sowohl durch Anlagerung stärkehaltiger Protoplasmaschichten als durch Bildung von in das umgebende Protoplasma ausgreifenden, mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche des Korns gestellten Fortsätzen.

Die in glänzendem, homogenem Protoplasma (Aglaoplasma und Aglaoplasten) eingeschlossenen Stärkekörnchen und Körner sind bald scharf umschrieben, in dasselbe wie eingesprengt, bald gehen tief blau gefärbte Abschnitte ganz allmählich unter stetiger Abnahme der Färbung in ungefärbte Abschnitte über.

Da aus flüssigem Plasma sich geformte Teile, Netzlamellen und Schichten differenzieren können (Zellen mit Plasmaströmung Köpfchen der Drüsenhaare von Pelargonium), so ist die Möglichkeit gegeben, daß sich frei liegende Stärkekörner mit einer Schicht homogenen oder genetzten Protoplasmas umgeben und auf Kosten desselben weiter wachsen.

Entstärkte Körner lassen häufig in der Peripherie oder auch in ihrem Innern eine fein und blaß körnig-fädige Struktur erkennen, und daß dieselbe protoplasmatischen Teilen angehört, geht daraus hervor, daß die von der Peripherie des Korns abtretenden aber noch in der Substanz des letzteren wurzelnden Fäden sich unmittelbar in die umgebenden Protoplasmanetze fortsetzen, während sie frei nach außen vorragen, wo das Korn nicht vom Protoplasma umschlossen wird.

Durch die Xanthoproteinsäurereaktion wurden entstärkte und ganz homogene Körner nur selten, häufiger im Bereich körniger Abschnitte die Körnchen gelb gefärbt, die auch durch Jod eine gelbe Färbung annahmen.

6) Über Bildung von Chlorophyll aus Stärkekörnern.

In betreff der Beziehungen des Chlorophylls zur Stärke hat v. Mohl[1]) zuerst darauf hingewiesen, daß Chlorophyll sich um die Amylumkörner wie um einen Kern ansammle, daß sich aber auch umgekehrt das im Chlorophyll liegende Amylum selbständig

1) Bot. Zeitung 1855, S. 115.

vergrößern kann und sich wohl auch in ursprünlich ganz amylumfreiem Chlorophyll erst bildet. Mit Rücksicht aber auf „das Vorkommen von Chlorophyll in Zellen, welche kein Amylum enthielten, das Vorkommen von hautförmigen Chlorophyllgebilden, denen keine entsprechenden Amylumbildungen oder Anhäufungen von Amylumkörnern vorausgingen, auf das Wachstum von Chlorophyllkörnern, nachdem die Amylumkörner aus denselben verschwunden sind, auf die bei anderen Pflanzen gleichzeitige Vergrößerung der Amylumkörner und Chlorophyllkörner —" kommt Mohl zu dem Schlusse, „daß das Chlorophyll nicht aus der Umwandlung von Stärkekörnern hervorgeht, sondern daß beide Bildungen, wenn sie auch häufig miteinander verbunden sind, dennoch unabhängig voneinander entstehen".

Nach Hartig[1]) wandelt sich dagegen in den Kotylen von Phaseolus, in denen der Koniferen, von Fraxinus, Lupinus und einiger anderer Stärke in Chlorophyll um.

Nach Sachs[2]) kann es ausnahmsweise und in Organen, die ursprünglich zur Chlorophyllbildung nicht bestimmt sind (Kartoffelknollen), vorkommen, daß sich farbloses Protoplasma um Stärkekörner herumlagert, sie einhüllt und dabei selbst ergrünt; Sachs bezeichnet derartige Formen als falsche Chlorophyllkörner.

Den gleichen Modus der Chlorophyllbildung beobachtete Weiss[3]) in jungen Haaren von Cucurbita pepo, in denen um die Amylumkörner sich eine zuerst sehr blaß grün gefärbte Hülle lagert, deren Färbung an Intensität zunimmt und durch Goldgelb ins Rotgelbe übergeht. Bei Aeschinanthus ramosissimus wie in den Zellen des Perigons von Cannaarten entsteht der orange Farbstoff der Blumenblätter in der die Stärkekörner einschließenden Plasmahülle und nimmt an Intensität zu, während das Amylumkorn immer kleiner und kleiner wird, und es vermutet Weiss, das Amylum werde zur Bildung des eigentlichen Pigments verwendet.

Die braunen, in den Geweben von Niottia nidus avis enthaltenen Farbstoffkörper sind nach Wiesner[4]) in dieser Pflanze die Träger des Chlorophylls; bezüglich ihrer Entstehung schließt

---

1) Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenkeims, S. 107, 130, 138, 141, 145. (Nach d. Zitat von Mikosch).

2) Experimentalphysiologie, S. 315.

3) Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. Wissensch., 54. Bd., 1. Abt. 1866.

4) Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik. 8. Bd.

Wiesner einen Zusammenhang der Stärkesubstanz mit ihrer Substanz nicht aus, kann aber keineswegs ein Hervorgehen dieser Gebilde aus Amylumkörnchen durch direkte chemische Metamorphose der letzteren für richtig halten. Auch die in den Geweben von Orobranchen enthaltenen Farbstoffkörper gehen nicht aus Stärke, sondern unmittelbar aus dem Plasma hervor.

Eingehendere Angaben über die Bildung von Chlorophyll aus Stärke sind später von Haberlandt [1]), Mikosch [2]) und in neuester Zeit von Belzung [3]) gemacht worden, und die genannten Beobachter sprechen sich übereinstimmend dahin aus, daß die Bildung des Chlorophylls sich unter Umständen auf Kosten der Stärkekörner vollzieht, so daß nach Schwund der letzteren ihre Stelle von Chlorophyllkörnern eingenommen wird.

Nach Haberlandt und Mikosch umgeben sich die kleinen zusammengesetzten Stärkekörner in den Kotylen von Phaseolus multiflorus und vulgaris mit einer ergrünenden Plasmahülle, und während dieselbe sich zwischen die Teilkörner einschiebt, verkleinern sich und verschwinden die letzteren, so daß an die Stelle des früheren Stärkekorns ein echtes Chlorophyllkorn getreten ist, das sich teilen und assimilieren kann. Im dunklen entwickeln sich Etiolinkörner mit Stärkeeinschlüssen.

Die gleiche Bildungsweise von Chlorophyll verfolgte Mikosch in den Kotylen einer Anzahl anderer Pflanzen, sowohl in solchen, die von Anfang an stärkehaltig sind, als in solchen, in denen die Stärke erst während der Keimung entsteht, ebenso in den unteren Mesophyllzellen der Primordialblätter, der Blattstiele und Stengel von Vicia Faba, V. sativa, Pisum sativum und Ervum lens und konnte bei geringer Zahl der Chlorophyllkörper (hypokotyles Stengelglied von Polygonum) an einem und demselben Präparat, ja in derselben Zelle alle möglichen Entwicklungsstufen vom ganz schwach grün gefärbten Stärkekorn bis zum echten Chlorophyllkorn verfolgen. Entsprechende Befunde ergaben auch im Dunklen ergrünte Keimpflanzen der Koniferen, wo also nicht daran zu denken war, daß die von Chlorophyll umschlossenen Stärkekörner durch Assimilation entstanden seien.

Die Angaben von Belzung stimmen bezüglich der Bildung der von ihm Chloroamylite genannten Stärkechlorophyllkörper

1) Bot. Zeitung 1877.

2) Sitzungsberichte der Wiener Akad. der Wissenschaften. Bd. 78, 1. Abt.

3) Annales des sciences naturelles, 1887.

(Cotyledonen der Linse, Wicke, Erbse, junger Bohnenpflanzen) mit denen von Haberlandt und Mikosch, 3. Teil, überein, betreffen aber außerdem auch die weiteren Schicksale der Stärkechlorophyllkörper.

Die grüne, die Stärkekörner umgebende Hülle ist anfangs homogen, wird dann körnig und nach Schwund der Stärke entsteht ein granuliertes Chlorophyllkorn, an dessen Bildung das Protoplasma gar nicht beteiligt ist und dessen Skelett durch das Skelett des Stärkekorns gebildet wird. Sind in dem neu entstandenen Chlorophyllkorn noch einzelne Stärkekörner unverändert zurückgeblieben, so gleichen dieselben den in den Blättern erwachsener Pflanzen durch Assimilation entstandenen. Der grüne Farbstoff bildet sich aus der combinierten Aktion gelöster stickstoffhaltiger Substanzen und der verdauten Substanz des Stärkekorns unter dem Einfluß gewisser Lichtstrahlen. Die Chloroamylite sind nicht im stande zu assimilieren, es sind ephemere Bildungen, deren Zerstörung schon mit völligem Schwund des Stärkekorns beginnt, aus dem sie hervorgegangen; sie entfärben sich, werden zu einfachen Amyliten, dabei wird ihre Form unregelmäßig, ihre Granulierung schwindet und endlich schwinden sie selbst.

Die Chloroamylite existieren als einzige Form der Chlorophyllkörper nur während der ersten Wochen der Keimung, später entstehen Chlorophyllkörper aus dem Protoplasma, Chloroleucite, die kleiner, dunkler grün als die ersteren und ganz frei von Stärke sind. An einer und derselben Zelle können sich beide Formen vorfinden.

Auch aus Reservestärkekörnern (Kartoffelknollen) entstehen am Licht Chloroamylite. Die Dicke des grünen Überzugs der Körner nimmt in gleichem Maße zu als die Stärke aus denselben schwindet, so daß nach Form und Größe die Chloroamylite ganz den Stärkekörnern gleichen, aus denen sie hervorgegangen sind. Die Lösung der Stärke erfolgt dabei ganz gleichmäßig und ohne Corrosion. Gleichzeitig können auch hier Chloroleucite in der Rinde entstehen.

Die Vorgänge bei Bildung von Chlorophyllkörpern unter Beteiligung der Substanz der Stärkekörner sind von mir an der ergrünten Rinde von Kartoffeln verfolgt worden.

1) In Knollen, die erst eine lichtgrüne Färbung angenommen haben, enthalten die unmittelbar unter der Korkschicht befindlichen Zellen des Rindenparenchyms in ziemlicher Anzahl kleine runde, ovale oder spindelförmige Chlorophyllkörper wie

Leukoplasten von ähnlicher Form und Größe, von denen einzelne eine ganz schwach grüne Färbung besitzen und die wie die Chlorophyllkörper teils wandständig teils um den Kern gelagert sind. Stärkekörner sind nur in sehr vereinzelten Zellen, in größerer Zahl erst in den etwas tieferen Lagen des Rindenparenchyms enthalten und besitzen hier zum Teil eine dünne, sie meist nur unvollständig umschließende grüne Hülle. Weitmaschige ungefärbte Protoplasmanetze schließen nicht selten sehr engmaschige ergrünte Netzschichten ein oder kleine Chlorophyllkörper. Vereinzelt finden sich blasse, homogene, ungefärbte, zum Teil vakuolisierte Schollen.

2) In Knollen mit gesättigt grüner Färbung zeigt die äußerste Lage des Rindenparenchyms ein ähnliches Verhalten wie an schwach ergrünten Knollen und enthält auch jetzt neben zahlreichen kleinen, aus Leukoplasten hervorgegangenen Chlorophyllkörnern nur sehr spärlich eingestreute Stärkekörner. In den nächst tieferen Lagen des Rindenparenchyms enthalten die Chlorophyllkörper zum Teil kleine Stärkekörnchen und es treten in größerer Häufigkeit ergrünte Lamellen und Schichten genetzten, eng- oder weitmaschigen Protoplasmas auf. An weitmaschigen Netzen sind bald nur die Netzsepten bald auch die Maschensubstanz ergrünt, die ersteren dann tiefer als die letzteren. Dabei setzen sich häufig die gefärbten Fäden kontinuierlich fort in die ungefärbter Teile der Netzlamellen, in ganz entsprechender Weise wie dies bezüglich des Zusammenhangs grüner, von den Chlorophyllkörpern abtretender Fäden mit ungefärbten Fäden der Protoplasmanetze für eine Anzahl Objekte von mir festgestellt worden ist.

Neben den kleinen Chlorophyllkörpern und den farblosen oder ergrünten Protoplasmalamellen und Schichten fallen in der Rinde, unmittelbar unter der äußersten Zelllage überall jetzt in großer Zahl eingestreute Stärkeköruer auf, deren Peripherie ganz oder teilweise eingefaßt wird durch eine im Durchschnitt sichel- oder ringförmige Hülle gelber oder grüner, mitunter nur teilweise gefärbter Substanz. Dieselbe ist homogen oder besitzt das gleiche dicht und fein körnig-fädige, resp. netzförmige Gefüge wie das Protoplasma. Da die Stärkekörner sehr häufig eine kapselartige Hülle von Protoplasma besitzen, liegt natürlich die Annahme am nächsten, daß eine solche hier gleichfalls vorhanden gewesen und ebenso ergrünt ist wie das Protoplasma in anderen Teilen des Zellinhalts, und dafür scheint auch der Umstand zu sprechen, daß die grünen Hüllen keineswegs immer nach außen scharf abgegrenzt

sind, sondern mitunter in zipfelförmige oder fetzige grüne Anhänge auslaufen oder mit größeren unregelmäßig geformten grünen Protoplasmamassen zusammenhängen. Außerdem liegen ziemlich häufig die grünen Hüllen dem Stärkekorn nicht dicht an, sondern haben sich von demselben in größerer oder geringerer Ausdehnung abgelöst oder liegen als Hohlschalen, anscheinend nach völligem Schwund der Stärke, ganz frei vor.

Sehr häufig wird aber das zentral oder exzentrisch gelegene Stärkekorn nicht von einer Schale sondern von einer ziemlich mächtigen Schicht grüner, homogener oder fein körnig-fädiger Substanz umschlossen, deren Dicke den Durchmesser des Korns erreichen oder ihn noch übertreffen konnte, so daß das letztere sich seiner Größe nach zur grünen, umschließenden Schicht ähnlich verhält wie ein Kernkörperchen zum Kern. Da der Umfang derartiger grüner Körper meist scharf umschrieben ist und ihre Form der von unveränderten Stärkekörnern entspricht, so kann es den Anschein gewinnen, als sei die Bildung der grünen Substanz auf Kosten der peripheren Schicht der Stärkekörner erfolgt und als habe das Stärkekorn sich in demselben Maße verkleinert als die es umschließende Schicht an Dicke zugenommen. Für diese Deutung scheint auch der Umstand zu sprechen, daß die grüne Schicht nicht immer in ihrer ganzen Dicke die gleiche Beschaffenheit und die gleiche Intensität der grünen Färbung darbietet; die letztere ist häufig, bald in der Peripherie, bald in der unmittelbaren Umgebung des Korn eine tiefere, so daß auf eine gelbliche oder heller grüne Zone eine oder zwei dunkler grüne Zonen folgen, und mitunter tritt deutlich in der Peripherie eine Schichtung auf, im Durchschnitt der Form von ein paar knapp aneinander liegenden Ringen oder Halbringen. Die Schichtung ist namentlich deutlich bei homogener Beschaffenheit der grünen Substanz und schwindet oder tritt weniger ausgesprochen hervor beim Übergang in körnige oder fein genetzte Abschnitte.

Da das Aussehen der feinen Schichtungsstreifen sehr an die Schichtung unveränderter Stärkekörner und die Schichtung ihrer durch künstliche Lösung der Granulose erhaltenen Skelette erinnert und da von mir an anderen Objekten nachgewiesen wurde, daß die Skelette in ihrer Peripherie häufig, mitunter aber auch in ihren zentralen Partien protoplasmatische Einschlüsse erkennen lassen, welche die Xanthoproteinsäurereaktion geben, so liegt es natürlich nahe, zu vermuten, daß hier nach Schwund der Granulose die Ergrünung von den protoplasmatischen Teilen der Skelette

ausgegangen ist und daß nach Schwund der Cellulose das ergrünte Protoplasma in Form einer mehr oder weniger dicken Kugelschale den Stärkerest umschließt. Die Möglichkeit eines solchen Vorgangs wird sich nicht in Abrede stellen lassen, indessen könnten ähnliche Bilder auch entstehen durch die successive Ablagerung schmaler, anfangs homogener, ergrünender und sich dann körnig-fädig differenzierender Plasmalamellen um kleine Stärkekörner. Auch das Alternieren blaß und dunkler grüner Zonen würde für sich allein nicht zum Nachweis dieses Vorgangs genügen, während es mit einiger Wahrscheinlichkeit auf sein Statthaben bezogen werden könnte, wenn auf andere Weise der Nachweis dieses Statthabens geliefert worden ist.

Es finden sich nun — zwar weniger häufig als die erwähnten Formen, mitunter aber zu mehreren in einer Zelle oder in den Zellen einer Zellgruppe — Körper von Form und Größe mittelgroßer und kleinerer Stärkekörner, in denen nach völligem oder teilweisem Schwund der Granulose die Cellulose gleichmäßig oder in Form einzelner konzentrischer Schichten bloß ergrünt oder mit Auftreten grünen, körnig-fädigen oder netzförmigen Protoplasmas ganz geschwunden ist. Selbstverständlich hat man sich in jedem Fall zu überzeugen, daß die grüne Färbung keine durch die ergrünte Hülle oder durch grüne auf- oder unterliegende Protoplasmamassen mitgeteilte ist. Um eine bloße Mitteilung der Färbung kann es sich überhaupt nicht handeln, wenn sie gelbgrün ist bei rein grüner Färbung der letzteren, und ebenso schließt das Auftreten von konzentrischen, grünen, durch helle ungefärbte Interstitien getrennten Celluloseschichten eine Entstehung der Färbung durch Mitteilung aus, da die Färbung in diesem Fall eine gleichmäßige oder anders verbreitete sein würde.

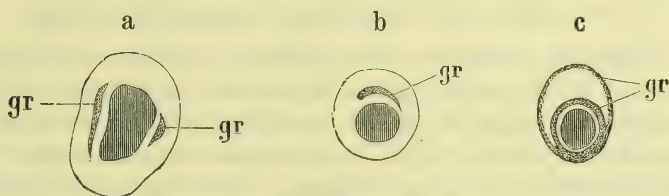
a. Cellulosekörper, die ein Granulosekorn ganz oder teilweise umschliefsen und ganz oder teilweise ergrünt sind.

Ziemlich häufig finden sich mit einer vollständigen oder unvollständigen grünen Hülle versehene Körper, welche ein exzentrisch oder zentral gelegenes Granulosekorn enthalten, das von homogener oder sehr fein und blaß granulierter Cellulose ganz oder teilweise umschlossen wird. Ist die Cellulose homogen, so läßt sie mitunter eine oder ein paar stärker brechende konzentrische Schichten erkennen. An mit Jod-Jodkaliumlösung behandelten Präparaten fallen Körper mit ungefärbter heller Cellulose leicht in die

Augen, da die letztere nach außen durch die grüne Hülle, nach innen durch den blauen, granulosehaltigen Kornrest begrenzt wird.

An Körpern mit teilweise ergrünter Cellulose bildet die ergrünte Substanz bald eine periphere Schicht, welche die innere, farblose, den Granuloserest unmittelbar umgebende teilweise umschließt, bald wird umgekehrt der letztere von einer grünen, im Durchschnitt ring- oder spangenförmigen Zone unmittelbar umschlossen und diese nach außen von ungefärbter Cellulose, während andere Male die letztere im Bereiche eines Teils ihres Umfangs in ihrer ganzen Dicke ergrünt ist. Der Kontur der Cellulose läßt sich auch bei Ergrünung ihrer peripheren Schicht und im Bereiche von angelagerten grünen Hüllen meist ohne Mühe bestimmen, es setzt sich der Kontur des ungefärbten oder grünen, freiliegenden Skelettabschnitts ohne Abweichung von seiner Verlaufsrichtung in den Kontur des mit einer grünen Hülle versehenen und selbst ergrünten Skelettabschnitts fort, es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß es sich um ein Ergrünen der Cellulose, resp. der in derselben eingeschlossenen protoplasmatischen Teile handelt, sobald man sich vergewissert hat, daß die Färbung keine mitgeteilte ist.

Die homogenen, mit a, b und c bezeichneten Skelette enthalten



in a und b zwischen dem Granuloserest und der Peripherie Streifen ergrünter, körniger Substanz (gr), während eine grüne, das Skelett umfassende Hülle hier fehlt. Dieselbe findet sich bei c und verschmilzt hier am unteren Umfang mit einer den Granuloserest umschließenden grünen Zone, die von dem letzteren noch durch eine schmale Schicht ungefärbter Cellulose getrennt wird.

Mitunter wird auch der Granuloserest von zwei konzentrischen ergrünten Zonen des Skeletts umschlossen, die voneinander durch eine schmale, helle, ungefärbte Zone getrennt werden, oder es treten innerhalb des sonst ungefärbten Skeletts und wie eingesprengt in dasselbe nur einzelne, den Granuloserest unvollständig umkreisende grüne Streifen auf, die aber mitunter, wenn sie granuliert und

etwas dicker werden, zu einer einzigen Schicht verschmelzen. In etwas dickeren grünen und homogenen Schichten ist mitunter eine zarte konzentrische Lamellierung zu erkennen, die beim Übergang in granulierte Abschnitte undeutlich wird oder schwindet.

Neben Skeletten mit grünen konzentrischen Streifen und Schichten kommen andere vor, welche nur einzelne grüne Körnchen oder kleine Gruppen derselben einschließen, während die zwischen den Körnchen befindliche Substanz ungefärbt geblieben ist.

Vereinzelt fanden sich homogene oder granulierte, nicht von einer grünen Schale umschlossene Skelette mit einem Granulosekern, die eine gleichmäßig blaßgrüne Färbung angenommen hatten; andere ihnen ganz ähnliche waren mit einer grünen Schale versehen.

Wie die ungefärbte Cellulose so sind auch ihre ergrünten Abschnitte homogen oder fein und dicht granuliert und die grüne Färbung ist bald nur blaß- oder gelblich grün, bald eben so tief wie die der grünen Schalen. Homogene grüne Abschnitte, namentlich schmale ergrünte Streifen besitzen mitunter einen etwas stärkeren Glanz als ungefärbte und in den granulierten treten die Körnchen wie die feinen und kurzen Fäden öfter, namentlich bei lebhafter grüner Färbung, deutlicher vor als in den ungefärbten Partien.

b. Granulosefreie, ganz oder teilweise ergrünte Cellulosekörper.

Zahlreiche Skelette von der Größe eines kleinen Chlorophyllkorns bis zu der eines großen Kerns sind vollkommen frei von Granulose und zeigen bezüglich ihrer Beschaffenheit ähnliche Verschiedenheiten wie die einen Granuloserest einschließenden; eine grüne Schale ist bei vielen vorhanden, fehlt dagegen bei anderen. Manche Skelette sind ganz ungefärbt, andere nur in der mitunter eine Schichtung aufweisenden Peripherie oder sie sind, auch beim Fehlen einer grünen Hülle in ihrer ganzen Ausdehnung blaßgrün gefärbt, schließen dann aber mitunter, wie auch im übrigen ganz farblose Skelette, kleine Anhäufungen dunkler grün gefärbter, fein körnig-fädiger Substanz ein.

Nach den unter a und b mitgeteilten Befunden erscheint es sehr wahrscheinlich, daß sich in der That Chlorophyll aus Stärke entwickeln kann, indem entweder an Stelle der letzteren grüne, körnig-fädige, resp. netzförmige, dem Stroma von Chlorophyllkörpern gleichende Substanz tritt oder zunächst Cellulose zurückbleibt, die mitunter in ihrer ganzen Ausdehnung ergrünt, häufig aber nur in Form von Streifen und Schichten. Die letzteren sind homogen oder gleich-

falls körnig-fädig und treten bald in die Peripherie auf, bald umschließen sie knapp den Granuloserest oder es ist sowohl eine periphere als eine zentrale grüne Schicht oder Streifung vorhanden, die voneinander durch ungefärbte Cellulose getrennt werden, während andere Male nur einzelne schmale grüne, dem Granuloserest konzentrische Streifen ganz von sonst ungefärbter Cellulose umschlossen werden. Seltener finden sich innerhalb der letzteren mehr zerstreut liegende grüne Körnchen oder kleine umschriebene Anhäufungen derselben.

Protoplasmatische Körper, aus denen die ergrünten stärkehaltigen oder stärkefreien Körper hätten hervorgehen können, waren nicht vorhanden. Es fanden sich in der äußersten Schicht des Rindenparenchyms wie im Bereiche der ergrünenden Stärkekörner nur kleine Leukoplasten wie die kleinen aus diesen hervorgegangenen Chlorophyllkörper, aber nirgends protoplasmatische Gebilde, auf deren Umwandlung teils in Stärke teils in chlorophyllhaltige Substanz das Auftreten der bezüglichen Körper sich hätte zurückführen lassen. Dagegen finden sich alle Übergänge von den durch eine grüne Schale eingefaßten, selbst aber noch ganz unveränderten Stärkekörnern bis zu den nur einen kleinen Granuloserest einschließenden oder ganz granulosefreien und dabei ergrünten und außerdem den letzteren ganz gleichenden aber nicht von einer grünen Schale umschlossenen Körpern.

Die nicht ergrünten Skelette zeigen in ihrer Peripherie oder auch in ihren inneren Abschnitten mitunter die gleiche fein und blaß körnig-fädige Beschaffenheit, wie sie von mir an anderen Objekten durch künstliche Lösung der Stärke erhalten wurde, und der Kontur des Skeletts ist dann bald zart aber ziemlich scharf und wird durch einen fädigen, hie und da körnigen Grenzsaum gebildet, bald geht die körnig-fädige Struktur ohne alle scharfe Grenze in die des umgebenden Protoplasmas über. Wenn die nicht ergrünten homogenen Abschnitte der Skelette einen geschichteten Bau zeigen, wird derselbe wie bei den ergrünten beim Übergang in granulierte Abschnitte undeutlich oder schwindet.

Die Lösung der Stärke war meist ziemlich gleichmäßig von außen nach innen weiter geschritten, so daß die Form des Granuloserests der Form der Skelette ganz oder teilweise entspricht; partielle Aushöhlungen, Spaltungen und Formen, wie sie von Baranetzky bei künstlicher Lösung beschrieben wurden, fanden sich nur vereinzelt. Die innerhalb der Skelette befindlichen Granulosekörner werden durch Jod zum Teil nur blaß blau gefärbt.

Nach Belzung ist an Bildung des Stärkechlorophyllkorns das Protoplasma gar nicht beteiligt, sein Skelett wird durch das Skelett des Stärkekorns und der grüne Farbstoff durch die combinierte Aktion gelöster stickstoffhaltiger Substanzen und der verdauten Substanz des Stärkekorns unter dem Einfluß gewisser Lichtstrahlen gebildet. Es handelt sich aber meiner Ansicht nach keineswegs um eine bloße Tränkung der Cellulose mit Chlorophyll, sondern es erfährt dieselbe beim Ergrünen häufig eine Veränderung ihrer Beschaffenheit, wird stärker brechend, was namentlich an homogenen Lamellen auffällt oder schwindet ganz mit dem Auftreten körnig-fädiger Substanz, deren Körnchen und Fäden deutlicher und schärfer umschrieben sind als in den blaß granulierten ungefärbten Skelettabschnitten. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die grüne Färbung wie ein deutliches Stroma unter dem Einfluß lebender Substanz gebildet werden, die in den peripheren Abschnitten mancher Gerippe oder auch in ihrem Innern noch in Form einer feinen blassen granulierten oder körnig-fädigen Substanz auftritt und außerdem vielleicht auch in sehr feiner und für unsere Hilfsmittel nicht wahrnehmbarer Verteilung in den homogenen Abschnitten mancher Skelette enthalten ist, so daß die letzteren in dieser Beziehung ein manchen Zellmembranen analoges Verhalten darbieten würden.

Belzung bestreitet, daß die Stärkechlorophyllkörper im stande sind zu assimilieren, wie es Haberlandt und Mikosch annehmen, indessen finden sich in denselben mitunter kleine runde zarte, spindelförmige oder eckige Stärkekörnchen, die durch Assimilation entstanden sein können. Zum sicheren Nachweis, daß die von mir als Skelette bezeichneten Gebilde aus Cellulose bestehen, gehört aber noch der Nachweis ihres Verhaltens und des Verhaltens der durch künstliche Lösung der Stärke erhaltenen Skelette Farbstoffen und Reagentien gegenüber und der Nachweis der Unterschiede, welche in dieser Beziehung zwischen Skeletten und protoplasmatischen Teilen bestehen.

Über Um- und Neubildungen des Kernstromas in den Zellen der Zwiebelscheibe der Tulpe.

In einer Zelle der Blattepidermis von Sanseviera carnea hatte ich bei früheren Untersuchungen [1]) Umbildungen des Kernstromas wahrgenommen, Verdickung und Verdünnung, Glänzendwerden und

1) l. c. S. 280.

Verblassen der Stromateile, das Eingehen und Lösen von Verbindungen zwischen denselben, ihre Sonderung zu einzelnen Körnchen wie ihr völliges Schwinden und die Bildung neuer Stromateile — Vorgänge, die mit ihrem Ablauf gleichzeitig auch einen Wechsel in der Form des Kerns bedingten und denen ganz analog sind, welche von STRICKER an den Kernen der Leukocyten vom Frosch, von mir an den Kernen der letzteren wie an denen von Flimmerzellen und von Leukocyten vom Salamander wahrgenommen wurden [1]).

Die polygonalen Zellen des Parenchyms der Scheibe der Tulpenzwiebel enthalten ziemlich große runde oder ovale Kerne (Taf. V, Fig. 14, 15, 16 a), deren Stroma bald nur aus sehr blassen und feinen, hie und da zu einem zarten Gerüst oder Reiserwerk verbundenen Fäden und Körnchen, resp. Fadendurchschnitten, besteht, bald außer denselben auch noch derbere blasse oder etwas glänzende Knoten und Stränge und 1—2 stärker glänzende und schärfer konturierte Kernkörperchen einschließt. Ziemlich häufig enthalten die Körner außerdem noch undeutlich begrenzte rundliche oder unregelmäßig geformte Anhäufungen einer sehr blassen, homogenen oder sehr fein und dicht granulierten Substanz (Fig. 14). Die Kernmembran weist hie und da kleine Lücken auf und hängt teils durch feine Fäden teils durch etwas derbere zackige Fortsätze mit dem Stroma zusammen. Die Scheibendurchschnitte wurden in 1proz. Zuckerlösung untersucht.

Bei einigen Kernen wurde während einer $^1|_2$—1stündigen Beobachtungsdauer ein unausgesetzter Wechsel in der Beschaffenheit des Stromas unter Schwund von Teilen desselben und Neubildung anderer beobachtet, und derselbe vollzog sich mitunter so rasch, daß schon während der Anfertigung einer Zeichnung des Stromas dasselbe eine andere Beschaffenheit als bei Beginn derselben darbot. Meist entstanden an Stelle der verblaßten oder ganz geschwundenen Stromateile bald wieder neue, mitunter kam es dagegen auch zur Bildung größerer Lücken, in denen sich erst nach einiger Zeit neue Formelemente entwickelten. Während des Entstehens und Vergehens der Stromateile wechselte auch die Stärke ihres Brechungsvermögens, es entwickelten sich an Stelle sehr schwach brechender nicht bloß anders geformte, sondern auch stärker brechende Stromateile und umgekehrt. In Fig. 19 *a—l* ist der Wechsel in der Beschaffenheit des Stromas an dem einen Pol

1) l. c., S. 280 u. 154.

eines ovalen Kerns abgebildet, wie er sich im Verlaufe einer Stunde unter mehr oder weniger beträchtlichem Wechsel in der Form des betreffenden Kernabschnitts in Pausen von 3—10 Minuten vollzogen hatte und bei Abbrechen der Beobachtung noch fortdauerte.

Die Dauer dieser dem noch lebenden Kern angehörigen Vorgänge ist in anderen Fällen eine beschränktere, und schon nach 8—10 Minuten oder noch früher treten Veränderungen ein, die dem Absterben der Kerne vorausgehen oder dasselbe begleiten. Die Kerne verkleinern sich rasch unter einer ruckweise erfolgenden Kontraktion oder unter allmählichem Zusammenrücken ihrer Stromateile (Fig. 16 *a* und *b*) und zum Teil unter Bildung derberer, schärfer konturierter, etwas glänzender Knoten in ihrem Innern, während gleichzeitig mitunter ihre Peripherie homogen und etwas glänzend wird. Dabei löst sich sehr häufig im Bereiche eines Teils des Kernumfangs das Kernstroma von der Membram ab und zieht sich von derselben zurück unter Hinterlassung einer mehr oder weniger beträchtlichen Lücke und unter Zusammenrücken und teilweisem Verschmelzen seiner Teile (Fig. 17 und 18). Einmal hatte sich das Kernstroma rascher zurückgezogen als die Grundsubstanz (Enchylema), die letztere bildete innerhalb der durch Retraktion des Stromas entstandenen Lücke eine blasse, sehr zart konturierte, dem retrahierten Stroma aufsitzende Halbkugel (Fig. 18), die sich rasch noch weiter, erst bis auf die unterbrochene Linie und schließlich bis zur Grenze des abgelösten Teils des Stromas zurückzog. Da die Zusammenziehung der Grundsubstanz der des Stromas nach- aber nicht gleichzeitig mit ihr erfolgte, muß der Zusammenhang ihrer Teile untereinander ein innigerer sein als mit den Stromateilen und mit der Membran.

Ob und wie weit analoge Veränderungen am Stroma der Kerne sich unter normalen Lebensbedingungen vollziehen, läßt sich zur Zeit nicht ermessen, immerhin ist zu vermuten, daß dies der Fall, und daß wie geformte Teile des Protoplasma in manchen Zellen so auch die Stromateile des ruhenden Kerns einem zeitweisen Wechsel in ihrer Beschaffenheit unterliegen oder ganz schwinden, während neue gebildet werden.

In seiner Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle giebt Zimmermann [1]) an, es sei durch die neueren Untersuchungen von

---

1) Encyclopaedie der Naturwissenschaften, Handbuch der Botanik. S. 503.

Flemming, Strasburger, Schmitz u. a. konstatiert worden, daß am ruhenden Zellkern, abgesehen vom Kernkörperchen, das Kerngerüst mit dem Kernsaft und die Kernmembran zu unterscheiden seien. Es ist aber dies nebst vielen andern neuen Thatsachen zuerst von mir und nicht von den genannten Autoren festgestellt und in den Sitzungsberichten der Jen. Gesellsch. f. Medizin und Naturwissenschaften (1879) und in den Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma (1880) veröffentlicht worden. In den Pflanzenzellen gelingt häufiger als bei den tierischen Zellen dieser Nachweis auch ohne Anwendung der neuesten „optischen Hilfsmittel“ schon bei Benutzung mittelstarker Systeme, so bei den Kernen von Orchideen, von Aloe arboresc und grandident., wie bei den Kernen der Schale mancher Zwiebeln, so daß bei einigermaßen aufmerksamer Beobachtung man längst auf diese Strukturverhältnisse hätte aufmerksam werden müssen.

Zimmermann und ebenso Berthold[1]) teilen die Ansicht Flemming's, daß in der Grundmasse des Protoplasmas wohl fädige Differenzierungen vorkommen, daß sich aber das Bestehen von Netzgerüsten nicht erweisen läßt. Das, was die genannten Autoren nicht gesehen haben, entzieht sich jeder weiteren Diskussion, während die von Zimmermann im Anschluß an Flemming betonte Notwendigkeit, immer lebende Objekte mit den durch Reagentien erhaltenen Präparaten zu vergleichen, gewiß von niemand in Zweifel gezogen wird; es genügt aber der bloße Vergleich noch gar nicht, sondern es muß durch die direkte Beobachtung festgestellt werden, ob und welche Veränderungen innerhalb der lebenden Zellen am Protoplasma und Kern während des allmählichen Eindringens des Reagens eintreten. So konnte ich an den Epidermis- und Mesophyllzellen von Sanseviera c. nachweisen[2]), daß härtende, dabei aber angeblich auch die feineren Strukturverhältnisse intakt erhaltende Reagentien, wie absoluter Alkohol und schwache Chromsäurelösungen in manchen Zellbestandteilen nur geringe, in anderen dagegen sehr tief greifende Veränderungen hervorrufen und so leicht zu den gröbsten Täuschungen Veranlassung geben können.

Berthold glaubt, daß nur Annahme eines netzförmigen Baues des Protoplasmas theoretische Erwägungen geführt haben; „man schloß, das Protoplasma müsse unbedingt neben offenbar flüssigen Substanzen ein festes, zusammenhängendes Gerüstwerk besitzen,

---

1) Studien über die Protoplasmamechanik, 1886.
2) Untersuchungen etc., S. 299—305.

weil sonst seine vitalen Eigenschaften unerklärbar wären. Die Verlegenheit und theoretische Deduktionen haben somit hauptsächlich mit zu dieser Annahme geführt, die mit der Auffassung von dem flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmakörpers, die bei der unbefangenen Betrachtung eines in Rotationsströmung befindlichen Zellinhalts notwendig entstehen muß, so sehr in Widerspruch steht.“ Ich bin dagegen auf den netzförmigen Bau des Protoplasmas nicht unter dem Einfluß theoretischer Anschauungen, ebensowenig aus irgend einer Verlegenheit, sondern ganz gelegentlich, bei pathologisch-histologischen Untersuchungen an den Nerven- und Bindesubstanzzellen des menschl. Rückenmarks aufmerksam geworden und habe diese Befunde an den Zellen anderer Gewebe weiter verfolgt, weil ich vermutete, daß es sich um in allgemeinerer Verbreitung den Zellen zukommende Strukturverhältnisse handele.

Nach Berthold wird bei Protoplasmaströmungen im Innern von Zellen die Bewegung dadurch ausgelöst, daß die Oberflächenspannung von Moment zu Moment wechselt mit dem Verlauf des Chemismus in der Zelle. Dadurch werden bewegende Kräfte gegeben und es fragt sich nur, ob sie groß genug sind, um ausgiebige Bewegungen hervorzurufen.

Dagegen geht aus der Richtung mancher Bewegungen unzweifelhaft hervor, daß sie nicht durch Oberflächenspannungen hervorgerufen und unterhalten werden können; schon das gleichmäßige Fließen der Körnchen nach entgegengesetzten Richtungen in unmittelbar benachbarter Strombahnen, wie es sich an den Brennhaaren von Urtica und an den Staubfädenhaaren von Tradescantia sowohl an einzelnen Strombändern als im Innern wie an der inneren und äußeren Fläche des Wandbelags so leicht konstatieren läßt, ebenso das Durcheinanderfließen der Körnchen nach allen möglichen Richtungen sind mit einer solchen Annahme schlechterdings unvereinbar.

Bemerkungen zur Zellenlehre.

Von

Prof. **C. Frommann.**

In meinen Untersuchungen über „Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen" habe ich die Behauptung Heitzmann's zurückgewiesen, daß er der erste gewesen sei, welcher die Netzstruktur des Protoplasmas und die Beziehungen der Netze zu den Intercellularsubstanzen nachgewiesen habe. Heitzmann hat mir brieflich versichert, daß er meine Untersuchungen [1]) überhaupt nicht gekannt und demnach auch nicht absichtlich ignoriert habe, und sagt in einem vor der medicolegal society von New York vom 20. Mai 1885 gelesenen Artikel:

„C. Frommann of Jena, Germany, in 1867, was the first to draw attention to the fact that the ganglionic corpuscules (ganglion cells) of the spinal cord, with high powers of the microscope, exhibit a reticular structure. He described the nucleus as traversed by a reticular network, whose points of intersection are the granules, hitherto known as nucleoli; furthermore, a delicate reticulum pervading the mass around the mucleus, and in direct union with the latter, the points of intersection being the so called granules of the protoplasm. The same structure was found by Frommann in a number of other protoplasmatic formations (cells), belonging to the connective tissue and the epithelia. He gave no interpretation of the significance of this reticulum and came to the conclusion, that possibly the same structure may by of universal occurrence in bodies known to be protoplasm, i. c. the substance endowed with properties of life. The only illustrations this observer gave with high powers were, however, connective corpuscules from the white substance of the nerve-centres, known by the name of „glia cells", in with he depicted one or several threads emanating from the nucleus and simply traversing the surrounding protoplasm, wich latter he dotted with

1) Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarks, II. Th. Jena 1867.

granules as was usual before him. No wonder therefore, that Frommann's assertion attracted but little attention since his drawings were not consistent with his descriptions, and what he drew in the „glia cells“ proved to be mere delusion.

In 1873 I published a series of observations on the structure of protoplasm in general and came to the following conclusions: 1) That the reticular structure is of universal occurrence in protoplasmatic bodies hitherto known by the name of „cells“, and 2), that the reticulum is the living, moving, contractile and growing matter proper, holding in its meshes a non living and non contractile fluid. These assertions I was able to corroborate by continuous research, extending over a period of ten years, and in 1883, in my „Microskopical morphology“ I reprinted them. Shortly afterward I was bitterly attacked by Frommann, for not giving him due credit for the discovery, that reticular structure was a universal property of protoplasm, and simply stating his discovery of the reticulum in the „ganglion cells“. An amicable correspondence ensued between Frommann and myself, and he now admits in his latest publication, 1885, that the assertion of the general occurrence of reticular structure in protoplasm was a mere suggestion of his.

Auf diese Bemerkungen Heitzmann's habe ich zunächst zu erwidern, daß ich die betreffenden Befunde sämmtlich, nicht wie er angiebt, unter Anwendung einer starken, sondern einer 450fachen Vergrößerung, Zeiss' System F mit Okular 2 (frühere Konstruktion) gemacht habe, da die Bilder bei Benutzung des Okulars 3 zu lichtschwach und die Einzelheiten der Struktur nicht genügend scharf waren. Die Anwendung eines Immersionssystems (Hartnack Nr. 10) stand mir überhaupt nur einmal und nur auf wenige Stunden zu Gebote. Heitzmann kann meine ersten Angaben, von denen er mittlerweile Kenntnis genommen hat, nur ganz flüchtig gelesen haben, sonst hätte ihm unmöglich die folgende Äußerung [1]) entgehen können, durch die sich seine Behauptung ohne weiteres als vollkommen falsch erweist: „Bei der Feinheit der meisten Fasern des Kerns und des Protoplasmas bedurfte es zu ihrer Wahrnehmung der schärfsten und ruhigsten Beobachtung, aber auch ungeachtet derselben habe ich sie an zahlreichen Zellen vermißt, fand sie dagegen häufiger bei Anwendung des Immersionssystems Nr. 10 von Hartnack, dessen Benutzung mir jedoch nur auf kurze Zeit, zur Kontrolierung der mit meinem Instrument gemachten Beobachtungen zu Gebote stand.“ Mit demselben Objektiv F und Okular 2 pflege ich den Teilnehmern an mikroskopischen Kursen unter anderen auch die damals wahrgenommenen

---

1) l. c. S. 40.

Einzelheiten der feineren Zellstruktur zu demonstrieren, mit dem Bemerken, daß, wer mit einem mittelstarken System nicht genau beobachtet, es auch nicht thut, wenn er 1/18 homogene Immersion benutzt unter Verwertung „aller Hilfsmittel der modernen Technik.“

Bezüglich der Struktur des Protoplasmas habe ich nicht nur Verbindungen der Körnchen des Kerns und der des Protoplasmas durch Fäden beschrieben, sondern auch Fäden, die aus dem Kern austretend Körnchen des letzteren mit solchen des Protoplasmas verbinden, während ich die Knotenpunkte der Fäden des Kernstromas als Körnchen bezeichnet habe, die aber weder von mir noch von sonst jemand bis dahin als Kernkörperchen bezeichnet worden sind, wie HEITZMANN behauptet.

Die beigegebenen Abbildungen beziehen sich nur auf Gliazellen und geben von diesen auch nur einzelne Bruchstücke der überhaupt gemachten Befunde; die abgebildeten, vom Kern oder Kernkörperchen ausgehenden und in die Zelle übertretenden oder aus ihr austretenden Fäden sind schon in manchen Zellen des normalen Gewebes wahrnehmbar, häufiger und leichter dagegen infolge ihrer zum Teil größeren Derbheit bei der grauen Degeneration, worauf ich ausdrücklich aufmerksam gemacht habe [1]). Wenn HEITZMANN nichts davon wahrgenommen hat, so folgt daraus selbstverständlich nicht, daß ich mich getäuscht habe, und ich will bei dieser Gelegenheit darauf verweisen, daß meine von verschiedenen Seiten angezweifelten Befunde über vom Kern, resp. Kernkörperchen ausgehende Fortsätze der Ganglienzellen immer wieder Bestätigungen gefunden haben, wenn auch meist als seltenere Vorkommnisse, in neuester Zeit von ARNSTEIN (NIKITA, LAWDOWSKY) [2]) und von THANHOFFER [3])

Die eigentümliche, immer wiederkehrende Verknüpfung von sehr feinen und kurzen Fäden durch Körnchen erweckte mir von

---

1) l. c. S. 87, 95, 107, 123.

2) Archiv f. mikr. Anat., Bd. 29, Heft 4.

3) Centralblatt für Physiologie, 1887, Nr. 2. Daß es sich hierbei nicht um die Bildungen handelt, die ausschließlich an den Objekten vorkommen, an denen sie überhaupt zuerst wahrgenommen wurden, geht aus den Befunden BALBIANI's (Zool. Anzeiger, 1883) an den Eiern von Geophilus longicornis hervor. Hier gehen die Follikelepithelien wahrscheinlich aus der Segmentierung eines zusammengeknäuelten Stranges hervor, der einen Anhang des Keimbläschens darstellt und bei seiner Bildung, als konischer Fortsatz des Keimsbläschens, einen fadenförmigen Fortsatz eines Keimflecks einschließt.

Anfang an die Vermutung, daß es sich dabei um ein gesetzmäßiges, typisches und um ein allgemein verbreitetes Strukturverhältnis handle. Da bis dahin das Protoplasma der Zellen überhaupt und auch das der Zellen, in welchen ich die bezüglichen Befunde zuerst gemacht hatte, als ein meist körniges beschrieben worden war, so schien es sehr wahrscheinlich, daß die Körnchen auch in anderen Zellen nur Netzknotenpunkte darstellen möchten, was dann die weiteren Untersuchungen für eine Anzahl Gewebe bestätigten. Ich habe aber nie angenommen, daß schon die von mir gelieferten Belege genügten, um die Richtigkeit dieser Vermutung in ihrer allgemeinen Fassung zu erweisen, wie mir Heitzmann unterstellt. Ebenso wenig genügten aber dazu die Befunde des letzteren, es bedarf vielmehr dazu einer ausgedehnten Untersuchung der Gewebe und Organe der Wirbeltiere und der Wirbellosen bei entsprechender Vergrößerung, eine Aufgabe, die überhaupt das Zusammenwirken einer Anzahl Forscher voraussetzt.

Daß die Netze aus lebender Substanz bestehen, ging schon aus dem Umstand hervor, daß aus ihnen bei der grauen Degeneration des Rückenmarks in den geschwellten Fasern der Bindesubstanz Fibrillen hervorgehen und daß neugebildete feine, aus Netzknotenpunkten (Körnchen) entsprungene Fäden in die nach Schwund oder Verdrängung des Nervenmarks zurückgebliebenen Räume einwachsen; es konnte also nicht der geringste Zweifel über meine Auffassung der Netze als lebender Substanz bestehen, wenn man nicht, wie es Heitzmann thut, die bezüglichen, von mir zuerst genau verfolgten und beschriebenen Vorgänge bei dem genannten Krankheitsprozeß [1]) vollständig ignoriert. Ich habe

---

1) In seinem Lehrbuch der pathologischen Anatomie, 2. Aufl. 1883, 2. T., S. 704 stellt Ziegler die Behauptung auf, daß ich den Vorgang bei der Tabes wie Cyon und Friedreich zu den Entzündungen rechne. Es ist aber in meiner Arbeit überhaupt nur von Degeneration der Glia mit sekundärem Schwund der Nervelemente die Rede, nirgends von einem entzündlichen Prozeß. und meine Auffassung des Krankeitsprozesses geht sehr unzweideutig aus der Schlußbemerkung S. 125 hervor: „Die von Virchow nachgewiesenen Verschiedenheiten zwischen den weichen und harten Gliomen bieten, wie ich glaube, eine nicht zu verkennende Analogie mit den Veränderungen bei der grauen Degeneration: es scheinen die Fasernetze der Myxogliome, deren Anordnung, wie Virchow ausdrücklich hervorhebt, große Ähnlichkeit mit der der Neuroglia spinalis besitzt den Stellen mit fasrigen Auswachsungen zu entsprechen, die einfach harten Gliome dagegen mit den in die Grundsubstanz eingelagerten Fibrillen,

außerdem eingehend erörtert, daß es sich nicht um Kunstprodukte, um Gerinnungen flüssiger Körper handeln kann, weil die Netzstruktur in der gleichen Weise wie an gefärbten Präparaten auch an frisch und unter Zusatz von Jodserum oder von der Eiweißlösung M. SCHULTZE's untersuchten vortrat, und weil die gleichen Strukturen an im Mundspeichel untersuchten, durch Abkratzen erhaltenen, also nicht bloß den oberflächlichen sondern auch den tieferen Schichten angehörenden, nicht abgestorbenen Epithelien der Mundhöhle sichtbar waren.

An einer Reihe pflanzlicher Objekte hatte ich feststellen können, daß auch hier Protoplasma, Kern und Chlorophyllkörper sehr häufig einen netzförmigen Bau erkennen lassen und daß in den Chlorophyllkörpern die grüne Färbung an den Stromateilen haftet. In einem 1885 in der New-Yorker Apothekerzeitung vom 1. und 16. Januar veröffentlichten Artikel „zur Morphologie der lebenden Materie“ bemerkt HEITZMANN, daß für die Pflanzen durch L. ELSBERG (1883) die frühere Zellenlehre als eine veraltete nachgewiesen worden sei. Durch meine Beobachtungen waren aber bereits 1879 und 1880 nicht bloß die Strukturverhältnisse des Protoplasmas, des Kerns und der Chlorophyllkörper aufgedeckt, sondern auch der Nachweis geführt worden, daß die Protoplasmakörper unter sich wie mit intercellularem Protoplasma durch Membranlücken zusammenhängen, daß das Wachstum der Membranen auf Kosten wandständigen Protoplasmas und die Bildung von Stärke teils in Netzteilen, teils in Netzmaschen erfolgt. Es war somit nicht zuerst von ELSBERG, sondern von mir und zwar in viel weiterem Umfang als durch den letzteren gezeigt worden, daß auch in betreff der Pflanzenzellen die bis dahin herrschenden Anschauungen mit den Thatsachen nicht übereinstimmen. HEITZMANN waren zur Zeit der Abfassung seines Artikels meine bezüglichen Arbeiten sehr wohl bekannt, er hat dieselben aber auch in diesem Fall, wie ich annehmen muß, absichtlich ignoriert.

Den Nachweis des verbreiteten Vorkommens der Netzstruktur schließt die Notwendigkeit nicht aus, die Besonderheiten im Bau der Zellen zu berücksichtigen, und habe ich bei den einschlägigen Untersuchungen auf das wechselnde Verhalten der Stromateile im Kern, seiner Membran und im Protoplasma in den Zellen gleicher und verschiedener Gewebe ausdrücklich hingewiesen.

---

den fibrillär degenerierten Partien.“

Diese Verschiedenheiten finden auch Berücksichtigung in der Beschreibung und in den Abbildungen, welche Leidig[1]) von den Zellen in den Geweben und Organen von Wirbeltieren und Wirbellosen gegeben hat, ferner bei Carnoy[2]) und Klein[3]) und in den Angaben einer Anzahl anderer Forscher, die sich auf einzelne Zellformen beziehen[4]). In Heitzmann's Morphologie sind dagegen die Schilderung und die Abbildung der Zellstrukturen durchweg schematisch und es wird daran auch durch den Umstand nichts geändert, daß Stricker[5]) äußert, Heitzmann habe das Buch mit so vortrefflichen Abbildungen versehen, daß hierin allein ein Anreiz gelegen sein mochte, dasselbe für zwei so große Absatzgebiete verwertbar zu machen, um es gleichzeitig deutsch und englisch erscheinen zu lassen. Zur Erläuterung der neuen Anschauungen bedient sich Stricker eines Bildes, er bezeichnet die Amöbe als einen mikroskopisch kleinen Schwamm, den Elephant hingegen als einen relativ sehr großen Schwamm, „nur ist das schwammige Gewebe so zart, sind die Bälkchen so dünn, daß man sie vorläufig nur mit den besten Mikroskopen unserer Zeit (und mit den besten Augen selbstverständlich) sehen kann; und dann sind die feinsten Bälkchen und auch die Füllmasse der Maschenräume an verschiedenen Stellen des Körpers so modifiziert, verknöchert, verhaart, verfettet und wie alle die Modifikationen technisch heißen mögen, daß der einheitliche Bauplan für uns nicht mehr offen zu Tage liegt.“

Die entgegengesetzte Auffassung hat Kölliker in seiner Eröffnungsrede der ersten Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Leipzig vertreten. Er sagt von der Hypothese, die den

1) Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere, 1883; Zellen und Gewebe, 1885. Außer in diesen umfassenden Untersuchungen hat Leydig schon früher gelegentliche Befunde über Zellstrukturen veröffentlicht, so in seiner Schrift vom Bau des tier. Körpers, S. 14 und im Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1872 u. 1876.

2) La Biologie cellulaire, 1884.

3) Quarterly Journal of microsc. sc., 1879.

4) Kölliker vindiziert Flemming das Verdienst, die Übertreibungen von Heitzmann und seinen Schülern auf ihr wahres Maß zurückgeführt zu haben, es wäre dies aber für Flemming nur möglich gewesen, wenn er nicht bloß den netzförmigen Bau des Protoplasma erkannt hätte, sondern auch die Modifikationen, welche derselbe in Zellen verschiedener und der gleichen Art darbietet, während Flemming bekanntlich von dem Bestehen netzartiger Verbindungen zwischen den Protoplasmafäden sich bisher nicht überzeugen konnte.

5) Wiener neue freie Presse vom 1. Nov. 1883.

ganzen Körper als ein Syncytium auffaßt, in welchem alle Elementarteile untereinander zusammenhäugen, daß das in ihr enthaltene Gute nicht neu sei, das Neue dagegen vor einer genauen Prüfung nicht Stand halte.

In betreff der Pflanzen ist zum Teil durch meine Untersuchungen, zum Teil durch die anderer erwiesen, daß Verbindungen zwischen den Zellen bewirkt werden teils durch Protoplasmafäden und Stränge, welche durch offene Lücken in den Membranen hindurchtreten, teils aber durch Fäden, welche die Tüpfelmembran oder die Zellmembran durchbohren. Der Widerspruch wird hier wie bezüglich anderer Strukturverhältnisse von denen ausgehen, welche sich nicht mit der Thatsache zu befreunden vermögen, daß die Sache sich ganz anders verhält als sie auf Grund ungenügender Untersuchungen angenommen haben.

In betreff der tierischen Zellen bestätigen neuere Untersuchungen [1]) das sehr verbreitete Vorkommen von fädigen oder strangförmigen Verbindungen zwischen den Zellen des Epithelgewebes und zwischen Drüsenzellen. Nach Leydig schließt die Verbindung von Epithelzellen unter sich sich an die seit lange bekannten Verbindungen der Zellen anderer Gewebe durch Ausläufer an, und in gleichem Sinne führt auch Kölliker eine Anzahl von Beispielen solcher Zellverbindungen von Wirbeltieren und von Wirbellosen an.

Es handelt sich aber dabei, abgesehen von derberen Verbindungssträngen, gar nicht um Zellenanastomosen in der früheren Bedeutung, sondern um einzelne aus dem Protoplasma entsprungene Fäden, welche die Intercellularräume durchsetzen und innerhalb derselben nicht von der Interfilarsubstanz des Zellkörpers, sondern von einer anders beschaffenen, die Lücken zwischen ihnen ausfüllenden Substanz umgeben werden, wie es am auffallendsten in der Zona pellucida vortritt.

Bezüglich der Bindesubstanzen haben mich die Beobachtungen über von den Zellen oder von diesen und von Capillaren frei abtretende Fäden vermuten lassen, daß durch die letzteren in anderer Weise als durch Fortsätze des Zellkörpers ein Zusammenhang zwischen den Zellen der gleichen und solchen verschiedener Art vermittelt wird.

---

1) Preiss, Virchow's Archiv, Bd. 84; Pfitzner, Morphol. Jahrbuch, Bd. IX; Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung; Leydig, l. c. u. A.

Im Rückenmark hatte ich feine Fäden sowohl von den Nerven- und Gliazellen als von der Kapillarmembran abtreten sehen; die letztere erschien mitunter homogen, andere Male trat in derselben ein „äußerst engmaschiges Netzwerk von gazeartigem Aussehen hervor, wobei es indessen bei der großen Feinheit und dichten Stellung der Fasern unmöglich war zu unterscheiden, ob sie, wie mir wahrscheinlich, die Maschen durch Verbindungen untereinander erzeugten, oder ob die Maschen einem Gitterwerk von sich kreuzenden Fasern angehörten“ [1]). Bei genauer Verfolgung der Konturen der Wand zeigte sich dann, daß von derselben, resp. von in ihr eingelagerten Körnchen (Netzkotenpunkten) vereinzelt oder zu zwei oder mehreren dicht nebeneinandergestellt feine borstenartige Fäden abtreten, deren freien Enden mitunter wieder Körnchen anhaften; an mit einer Adventitia versehenen Capillaren verschwinden die ausgetretenen Fäden innerhalb der letzteren oder durchsetzen sie und ragen jenseits noch etwas vor, während ganz ähnliche feine Fäden auch aus Körnchen der Adventitia wie aus den Kernen entspringen und frei nach außen abtreten. Bereits damals, vor jetzt 20 Jahren, habe ich bezüglich dieser frei von der Capillarmembran abtretenden Fäden ganz ausdrücklich hervorgehoben, „daß sie nicht als Fortsätze derselben in toto zu betrachten sind, die etwa feinsten Zellausläufern entsprächen, sondern als Bildungen, die nur mit Teilen der eine zusammengesetzte Struktur darbietenden Capillarmembran in Zusammenhang stehen.“ Ebenso habe ich bezüglich der von Glia- und Ganglienzellen und ihren Ausläufern, wie von Zellen des Nabelstrangs, des Hyalinknorpels und Knochens abtretenden feinen Fäden ihr Entspringen aus Körnchen des Protoplasma betont, bezüglich der Knochenzellen noch ganz ausdrücklich hervorgehoben, daß sie nicht wie Zellausläufer breit abtreten, sondern aussehen, als seien sie aus dem Protoplasma „wie hervorgestochen“ und gestützt auf den Nachweis ihres Übertritts in die Grundsubstanzen die Vermutung ausgesprochen, daß sie in der letzteren zu einem feinen Fasersystem von bestimmter Anordnung sich verbinden. Von Heitzmann wurde dann gezeigt, daß ein solches überall mit den Zellen zusammenhängendes, die Fibrillen der Grundsubstanz durchsetzendes Fasersystem sich durch die Goldbehandlung violett färben und dadurch von den ungefärbt bleibenden leimgebenden Fibrillen unterscheiden läßt, ebenso, daß es unter dem Einfluß entzündlicher Reize an

1) l. c. S. 25.

Masse zunimmt und im stande ist neue Kerne und Zellen zu erzeugen, während die leimgebende Grundsubstanz oder diese und die Kalksalze schwinden.

Aus dem Nachweis des kontinuierlichen direkten oder indirekten Zusammenhangs der Zellen durch einzelne Brückenfäden oder durch Fadenstrukturen der Grundsubstanzen folgt aber keineswegs, daß dieselben überall eine gleichartige und nur die sie einschließenden Substanzen eine verschiedene Beschaffenheit haben; es ist vielmehr sehr wahrscheinlich, daß in dieser Beziehung, ebenso wie bezüglich der Netze des Zellkörpers, mannigfache, für unsere Hilfsmittel zur Zeit nur nicht nachweisbare Verschiedenheiten bestehen.

Nach v. Kölliker können aber die Resultate der neueren Untersuchungen über den feineren Bau von Zelle und Kern überhaupt nicht die Bedeutung beanspruchen, die man von gewissen Seiten ihnen zuzuschreiben geneigt ist. Er betrachtet die netzförmige Anordnung gewisser Teile des Zellinhalts, wo sie vorkommt, als eine sehr nebensächliche Erscheinung, und legt das Hauptgewicht auf die längst gemachte Annahme, daß dieser Inhalt wesentlich aus zwei Bestandteilen besteht, einem eiweißreichen, mit einer besonderen molekulären Struktur begabten, festweichen Teile, dem Cytoplasma, und einer mehr flüssigen Zwischensubstanz.

Der Umstand, daß in der Zelle geformte und mehr flüssige Teile nicht regellos verteilt, sondern die ersteren zu bestimmten typischen Strukturen, vorwiegend in Form von Netzen und Gerüsten, angeordnet und verbunden sind, wie sie sich nicht bloß im Zellkörper und Kern, sondern häufig auch in größeren Kernkörperchen finden, und daß diese Anordnung sich als eine sehr allgemein verbreitete, von den einzelligen Organismen bis zu den Geweben und Organen der höheren Wirbeltiere verfolgen läßt, ist meines Erachtens allein schon genügend die Wichtigkeit des Nachweises dieser Strukturen außer Zweifel zu stellen. Will man dem nicht zustimmen, so stellt man damit überhaupt in Abrede, daß der Nachweis von verbreiteten, besonderen, durch bestimmte Charaktere gekennzeichneten Strukturverhältnissen eine Wichtigkeit in morphologischer und physiologischer Beziehung besitzt und in noch höherem Grade dadurch erhält, daß die zur Zeit in dieser Beziehung ermittelten Thatsachen den Ausgangspunkt für die weitere Forschung bilden. Aber auch manche Besonderheiten im Vorkommen und in der Verbreitung der Netzstruktur können keineswegs als bedeutungslos angesehen werden, so die Strukturen

in vielen Cylinderzellen (Klein u. a.), in den quergestreiften Muskelfasern (Retzius, Rollett, v. Gehuchten), die eben erwähnten Verbindungen genetzter Zellen durch einzelne Netzfäden oder durch kontinuierliche Fadengerüste der Grund- oder Zwischensubstanzen, während in physiologischer Beziehung der Nachweis von Interesse ist, daß die Muskelkontraktionen durch Verkürzungen und Verdickungen von Fäden der Muskelnetze bewirkt werden (v. Gehuchten) und daß die Nervenprimitivfibrillen in der Leber von Menobranchus und vom Menschen und in der Speicheldrüse von Blatta in Zellnetzen enden, sich kontinuierlich in dieselben fortsetzen (Macallum, Kupffer).

Bezüglich der Entstehung von Zellen und Kernen bestehen nach Kölliker zur Zeit die Sätze: „omnis cellula e cellula“ und „omnis nucleus e nucleo“ immer noch zu Recht, wenn er auch eine bestimmte Stellung in diesen Fragen nicht einnehmen und alles von weiteren Erfahrungen abhängen lassen will.

Bekanntlich hatte M. Schultze gezeigt, daß Membranen durchaus nicht allen Zellen zukommen und daß sie, wo sie sich finden, aus einer Verdichtung der peripheren Protoplasmaschichten hervorgegangen sind; immerhin wurde dadurch die Selbständigkeit der einzelnen Zellen nicht wesentlich alteriert, während nach der jetzigen Sachlage von Zellen im früheren Sinne des Wortes überhaupt nicht mehr oder nur in sehr beschränkter Ausdehnung die Rede sein kann, da Verbindungsfäden auch zwischen Embryonalzellen nachgewiesen worden sind (Sedgwick). Da ferner die in den Grundsubstanzen des Bindegewebes enthaltenen Netze aus lebender Substanz bestehen und aus ihnen gerade so wie aus bereits vorhandenen Zellen sich neue Kerne und Zellen entwickeln können, so ist damit auch der Satz: omnis cellula e cellula und omnis nucleus e nucleo in seiner unsprünglichen Bedeutung hinfällig geworden.

Bezüglich der Neubildung von Kernen verweise ich auf bereits früher von mir gemachte Beobachtungen, denen ich einige weitere Ausführungen hinzuzufügen habe.

1) In den Krebsblutkörpern[1]) entsteht ein Kern mit glänzenden Stromateilen nicht immer bloß aus der zentralen, blassen, von einem Haufen Körner umschlossenen, homogenen oder fein granulierten Substanz, die ich als Kernanlage bezeichnet habe, sondern seine Membran oder diese mit peripheren Stromateilen auch aus

1) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen etc. S. 39 u. flgd.

den Körnern oder Körnchen in der unmittelbaren Umgebung der Kernanlage. Die letzteren verflüssigen sich entweder zunächst, vergrößern die Kernanlage und liefern das Bildungsmaterial für Membran und periphere Stromateile oder sie erweichen bloß und verschmelzen dann direkt miteinander zur Bildung der Kernhülle oder zur Bildung dieser und der von peripheren Stromateilen. Die Kernmembran und die letzteren zeigen dann anfangs noch eine gelbliche, von den Körnern und Körnchen stammende Färbung. Die letzteren enthalten demnach einen dem Nuclein mindestens sehr nahe stehenden Körper und sind befähigt, unter Erweichung oder Verflüssigung ihrer Substanz die Kernmembran oder diese und Stromateile zu bilden. Daß die Substanz der Körner und Körnchen der der Kernanlage sehr nahe verwandt ist, geht auch aus der folgenden Beobachtung hervor. Nach Zusatz von 5 proz. Chlornatriumlösung zum Blut vermischt sich die Substanz der die Kernanlage umschließenden Körner- oder Körnchenhaufen nach Verflüssigung der letzteren nicht mehr mit dem homogenen Plasma des Zellkörpers (dem Hyaloplasma) sondern verschmilzt ganz mit der Kernanlage zur Bildung eines umfangreichen homogenen Körpers, der sich im Verlaufe von mehreren Stunden nicht verändert. Setzt man dagegen dem Präparat nach Abziehen der Salzlösung Wasser zu, so entsteht aus dem homogenen Körper ein großer Kern mit Membran und einem häufig vorwiegend aus radiären Bälkchen bestehenden Stroma; eine membranöse Abgrenzung seines inneren, aus der Kernanlage hervorgegangenen Abschnitts fehlt aber, es setzen sich die Stromabälkchen, welche dem peripheren, aus dem Körnerplasma hervorgegangenen Abschnitt angehören, kontinuierlich fort in die, welche aus der Substanz der Kernanlage hervorgegangen sind. Das gleiche findet statt, wenn man statt Wasser Essigsäure zusetzt, mitunter erscheint aber dann innerhalb des großen kernartigen Körpers ein kleiner, aus der Kernanlage hervorgegangener und von einer besonderen Membran umschlossener, der durch die letztere nach außen von dem ihn überall umschließenden Stroma abgegrenzt wird, das sich aus der verflüssigten Substanz der Körner oder Körnchen unter Einwirkung der Säure entwickelt hat.

Es können demnach in den Krebsblutkörpern die Körner und Körnchen in der Umgebung der Kernanlage teils durch ihre Verflüssigung eine Vergrößerung derselben bewirken, teils aber direkt miteinander zur Bildung einer glänzenden Membran allein oder auch zur Bildung peripherer Stromateile verschmelzen, die

den aus Differenzierung der Kernanlage entstandenen vollständig gleichen; die aus den Kernanlagen entstehenden Kerne mit glänzender Hülle und glänzendem Stroma sind dann teils aus der präformierten Substanz der Kernanlage hervorgegangen, zum Teil aber aus dem Material der die letzteren umschließenden Körner und Körnchen und soweit neugebildet. Daß es sich aber bei der Bildung von Kernen mit glänzender, scharf gezeichneter Hülle und Stromateilen nicht um Gerinnungs- und Absterbungserscheinungen handelt, geht daraus hervor, daß Zellen mit solchen Kernen jederzeit in großer Menge im Blute enthalten sind, ohne Veränderungen ihrer Beschaffenheit erkennen zu lassen. Im Blute abgestorbener Krebse trübt sich dagegen die sonst vollkommen homogene, die Kerne umschließende Protoplasmaschicht durch das Auftreten dunkler Körnchen und kurzer Fäden und auch die Kerne selbst erlangen ein dunkleres Aussehen, indem zwischen ihren Stromateilen teils feine, teils derbere Körnchen in wechselnd dichter Stellung auftreten.

2) Daß die Stroma- und Hüllenteile lebender Kerne einem Wechsel ihrer Beschaffenheit unterliegen und während der Beobachtung zurück- und neugebildet werden können, ist von einer Anzahl Beobachter an den Kernen verschiedener Gewebe wahrgenommen worden und ähnlich verhalten sich nach E. Montgomery[1]) auch die Kerne von Infusorien, wie sich an günstigen Beobachtungsobjekten feststellen läßt. Bei Epistylis befindet sich der Kern in steter Umbildung, entsteht immer neu aus der umgebenden granulierten Substanz und geht wieder in dieselbe auf unter beständig wechselnden Änderungen seiner Form.

Von Stricker, Klein und mir[2]) wurde aber außerdem an den Leukocyten vom Frosch, von Hurlbutt an den Blutkörpern der Auster[3]) konstatiert, daß mitunter die Kerne ganz schwinden und aus ihren Teilen sich solche des Protoplasmas bilden, während in kernlosen wie in kernhaltigen Zellen Kerne auch neu entstehen und in den letzteren ganz unabhängig von den bereits vorhandenen. Das zur Untersuchung verwandte Blutserum darf Blutkörper nur in so geringer Menge enthalten, daß

1) Über das Protoplasma einiger Elementarorganismen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch, Bd. 18.

2) Sitzungsberichte der Wiener Akademie d Wissensch. Bd. 76, Abt. III; Sitzungsberichte d. Jen. Gesellsch. f. Medizin u. Naturwissensch. v. 10. Nov. 1882 u. 12. Jan. 1883.

3) In Heitzmann's Morphology, S. 39.

die einzelnen farblosen Zellen vollkommen frei vorliegen und die Beobachtung nicht durch vorbeitreibende Massen roter gestört wird; unter den farblosen Zellen sind zur Verfolgung der bezüglichen Vorgänge überhaupt nur die fein und blaß granulierten und unter ihnen nur solche geeignet, deren Formveränderungen sich langsam und vorwiegend in der Ebene des Gesichtsfeldes vollziehen, so daß man den platt ausgebreiteten Zellkörper nicht bloß ganz übersieht, sondern auch bei geringem Wechsel in der Einstellung alle ihn konstituierenden Teile deutlich unterscheiden kann. Manche Zellen fixieren sich nach einiger Zeit am Deckgläschen und bieten dann der Beobachtung günstige Bedingungen, so lange der Zellkörper sich nicht senkrecht zur Ebene des Gesichtsfeldes stellt, indessen darf man nicht erwarten, in jeder zur Beobachtung überhaupt geeigneten Zelle einen Kern oder ein Paar derselben neu entstehen zu sehen; in manchen Zellen behält der Kern für eine halbe bis ganze Stunde seine Lage in dem gleichen Abschnitt der Zelle ohne daß ein zweiter auftritt, oder es erscheint zwar ziemlich plötzlich ein solcher kleinerer, ohne daß sich indessen die Möglichkeit ausschließen läßt, daß er sich von dem ersten abgeschnürt hat und dann in die Ebene des Gesichtsfeldes vorgerückt ist. Unzweideutig sind dagegen die Fälle, wo ein Kern oder ein Paar derselben verblassen, ihre Formelemente schwinden und zu Teilen des Protoplasmas werden, sich aber unausgesetzt und an derselben Stelle von neuem bilden. Man kann dann die einzelnen Teile der Hülle und des Stromas teils gleichzeitig, teils nacheinander verblassen und schwinden sehen, bis nur nach ein oder ein paar Rudimente zurückgeblieben sind, die dann auch noch schwinden, so daß für kurze Zeit die Zelle kernlos bleibt, gleich darauf tauchen aber wieder von neuem einzelne Stroma- und Hüllenteile eines sich von neuem bildenden Kernes auf und es entstehen unter Zunahme ihrer Zahl an der alten Stelle und aus protoplasmatischen Teilchen wieder Kerne, die wie die früheren nicht bloß durch ihre derberen und etwas stärker brechenden Stroma- und Hüllenteile sich von dem umgebenden Protoplasma unterscheiden, sondern auch dadurch, daß die Stromateile meist weniger dicht stehen als die Protoplasmakörnchen und das ganze Innere des Kerns infolge davon lichter erscheint. Beim Auftauchen von Abschnitten eines vorher unsichtbaren Kerns treten Stroma- und Hüllenteile desselben gleichzeitig vor, hier dagegen e n t s t e h e n glänzende Körnchen aus homogenem Protoplasma oder aus blassen Körnchen und bilden durch ihre teilweise

Verschmelzung eine Hülle. Es finden sich ferner Zellen, deren Körper in seiner ganzen Ausdehnung oder im größten Teil derselben nicht von gleichmäßig dicht gestellten blassen und feinen Körnchen eingenommen, sondern von einem fädigen Gerüst durchzogen oder von kleinen Vakuolen durchsetzt wird, die eine zarte oder eine etwas verdichtete Wandung besitzen und deren Mitte häufig von einem Körnchen oder von einem meist zackigen Korn eingenommen wird. In manchen derartigen Zellen fehlt ein Kern und zur Bildung eines solchen kommt es erst nach einiger Zeit, nachdem vorher nur das Gerüst seine Beschaffenheit geändert hat, Vakuolen geschwunden und neu entstanden sind. Über die Vorgänge bei Bildung eines Kerns läßt sich nur so viel ermitteln, daß bald bereits vorhandene Körnchen des Protoplasma derber und etwas glänzend werden, zum Teil untereinander zu kurzen Strängen oder Teilen der Hülle verschmelzen, bald Körnchen und Fäden des Stromas aus homogener Substanz sich entwickeln.

Häufig trifft man in den Körpern von Leukocyten Gebilde, die wohl ihrer Form nach Kerne zu sein scheinen, die aber nach ihrem Inhalt und nach ihrem Brechungsvermögen sich so wenig scharf von dem umgebenden Protoplasma unterscheiden, daß man in Zweifel bleibt, ob es sich um Kerne handelt oder nicht. Nach Zusatz von Essigsäure zu dem Präparat treten sie dagegen als Kerne deutlich hervor, indem ihre Hülle und Stroma derber und etwas glänzend werden und ihre Grundsubstanz sich gleichzeitig aufhellt. Die Säure bewirkt aber auch in Teilen des protoplasmatischen Zellinhalts Veränderungen, die denen beim Deutlichwerden eines Kerns zum Teil analog sind, die derberen Körnchen und Fäden treten deutlicher vor und die Körnchen verschmelzen mitunter zu sichel-, haken-, halbkreis- oder hufeisenförmig gekrümmten stärker glänzenden Fäden. Es kann unter diesen Umständen, wie sich durch die direkte Beobachtung feststellen ließ, in Zellen, die keinen Kern enthalten, ein einem solchen vollkommen gleichendes Gebilde entstehen, wenn die Körnchen im Innern eines Körnchenhaufens zum Teil miteinander zu derberen, die der Peripherie zum größeren Teil zur Bildung einer Membran verschmelzen. Es ist in diesem Fall nicht ein bereits vorhandener Kern nur deutlich gemacht, sondern er ist durch die Säure überhaupt erst gemacht worden, mithin ein Kunstprodukt. Ich habe früher an mit Essigsäure behandelten Präparaten Kerne in allen blaß granulierten Leukocyten gefunden, indessen trifft man, wie in frischen Präparaten so auch nach Behandlung mit Essigsäure

einzelne Zellen, welche keinen Kern, sondern statt eines solchen nur einzelne knotige und strangförmige Bildungen innerhalb der Protoplasmakörnchen enthalten. Für die nahe Verwandtschaft zwischen den letzteren und den geformten Teilen des Kerns spricht auch der Umstand, daß an frischen wie an Essigsäurepräparaten man Fäden und strangförmige Gebilde durch zum Teil sehr weite Lücken der Kernmembran in das Protoplasma übertreten und in demselben sich verlieren sieht. Zwischen Vakuolen mit zentralem Korn und verdichteter im Durchschnitt ringförmiger Wandung und kleinen Kernen fehlt überhaupt jeder durchgreifende Unterschied.

3) Die Epidermis des Hühnchens wird am 17—19. Tage der Bebrütung im Bereiche der Schilder des Laufs und der Zehen bedeckt von einer gefelderten, aus einer oder mehreren Lamellen bestehenden kontinuierlichen Plasmaschicht, dem um diese Zeit noch nicht oder nur teilweise verhornten Epitrichium. Die Felder werden von einem Netzgerüst oder von durch Fäden verbundenen Körnern und strang- oder stabförmigen Gebilden eingenommen, enthalten aber keine Kerne; dieselben entstehen erst innerhalb einer blassen, sehr fein- und dichtkörnig-fädigen Substanz, zu welcher sich die Körner und Netze differenzieren. Im Anschluß an die früher darüber von mir gemachten Befunde[1]) teile ich einige weitere mit.

Bei Flächenansichten des leicht abzulösenden Epitrichium machen seine meist 5- oder 6eckigen Felder den Eindruck von durch deutliche Membranen voneinander gesonderten zellenartigen Körpern nach Art eines Plattenepithels. Es handelt sich aber dabei keineswegs um eine Abgrenzung durch Membranen, sondern um eine solche durch derbe und glänzende Fasern, durch Grenzleisten, welche die Felder nur unvollständig trennen, indem die in der gleichen Ebene wie die übereinander liegenden Leisten kleinere und größere Lücken zwischen sich frei lassen, durch welche häufig Fäden und Stränge von einem Felde zum anderen ziehen. Stellenweise geht das zellenartige Aussehen ganz verloren wenn statt der Grenzleisten sich nur isolierte Stränge finden die nach verschiedenen Richtungen verlaufen und zwar mit den Teilen des umgebenden feineren Gerüsts aber nicht untereinander zusammenhängen.

Die genetzten Felder (Taf. V, Fig. 20a u. 21a im Durchschnitt, Fig. 22 von der Fläche) werden von einem glänzenden Gerüst durchzogen, das — abgesehen von hie und da auftretenden

1) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. 17,

Verschiedenheiten in der Weite und Form der Maschen und in der Stärke der Bälkchen — in ihrer ganzen Ausdehnung die gleiche Beschaffenheit besitzt oder mit seinen Bälkchen und Stränge von einem mehr zentral gelegenen, derberen, knoten-, strang- oder sichelförmigen Gebilde ausstrahlt, das sich häufig wohl mit einem Kernkörperchen aber nicht mit einem Kern vergleichen läßt. In der Peripherie inserieren sich die Netzbälkchen überall in die Grenzleisten, einzelne aber überkreuzen dieselben oder ziehen von einem Feld zum andern. Häufig ist innerhalb der gefelderten Lamellen ein zweites zarteres Gitterwerk zu unterscheiden, das mit seinen Grenzleisten die derberen Grenzleisten der zunächst in die Augen fallenden Felder überschneidet.

Statt eines zusammenhängenden Gerüsts enthalten manche Felder nur eine größere Zahl zackiger, mit feinen Fortsätzen in eine homogene oder sehr blaß und fein körnig-fädige Substanz auslaufender Knötchen. Die letztere füllt auch die Maschen der Bälkchengerüste aus und besitzt mitunter eine überaus engmaschige Netzstruktur. Auch da, wo die Grundsubstanz des Gerüsts homogen erscheint, ist sie solid, da an Einrissen der Felder die Ränder immer durch einen fortlaufendem Kontur begrenzt werden.

Die Körnerfelder werden ganz oder zum bei weitem größten Teil eingenommen von runden oder ovalen, mitunter zu keulen- oder stäbchenförmigen Gebilden verlängerten oder zu derben knorrigen, wurst- oder rankenförmigen Strängen verschmolzenen Körnern. Dieselben hängen untereinander vielfach durch Fäden von wechselnder Feinheit zusammen, welche die zwischen ihnen befindlichen schmalen und hellen Spalten durchsetzen. Hie und da bleiben aber zwischen den Körnern größere rundliche oder ovale Lücken frei, die bald nur dem Raum entsprechen, welchen 1—2 Körner einnehmen, bald größer sind, Form und Größe eines Kerns aber nicht dessen übrige Charaktere besitzen. Den größeren wie den kleineren Lücken fehlt eine eigene Begrenzung ganz, sie enthalten blasse und feine Körnchen und Fäden die sich auch in die Spalten zwischen den die Lücken umgrenzenden Körnern hineinerstrecken und die gleichen Körnchen und Fäden finden sich in der ganzen Ausdehnung der Felder in den benachbarte Körner voneinander trennenden Spalträumen. Innerhalb der körnerhaltigen Lamellen fehlt ausnahmsweise eine Felderung streckenweise ganz.

An Durchschnitten erscheinen Netz- und Körnerlamellen als schmälere oder breitere Bänder, welche durch faserige mehr oder weniger zahlreiche Lücken aufweisende Konturen begrenzt werden

und dieselben Formelemente einschließen, welche schon bei der Flächenansicht vortreten. Innerhalb der Netzlamellen sind neben zackigen Knoten und Knötchen und feineren Fadenrestern derbere Bälkchen und Stränge sichtbar, welche zum Teil den Konturen parallel verlaufen, vorwiegend aber die Lamellen quer und schräg durchsetzen und zum Teil den Grenzleisten der einzelnen Felder angehören. Da die Grenzleisten nicht die optischen Durchschnitte von Membranen bezeichnen, fehlt auch an Durchschnitten eine durchgreifende Sonderung der Lamellen zu einzelnen zellenartigen Körpern. Der äußere Kontur der Netzlamellen wird häufig etwas unregelmäßig durch einzelne frei nach außen prominierende faserige körnige oder knotige Prominenzen während kleinere und größere Massen glänzender körniger Substanz hie und da von den Duplikaturen der Lamellen im Bereiche der Furchen zwischen den Schildern eingeschlossen werden. Von der inneren Begrenzung der genetzten Lamellen senken sich kurze Faserstümpfe in die oberste Schicht des Rete ein, die häufig streckenweise keine Kerne enthält, sich durch größere Helligkeit und ein etwas glänzendes Aussehen von den tieferen Schichten unterscheidet und dann meist nur ein sehr dicht feinkörnig-fädiges, resp. netzförmiges Gefüge, aber nicht die relativ derbe Fibrillierung der tieferen Abschnitte darbietet.

Tinktionen. Durch sehr schwach ammoniakalische Hämatoxylinlösung, durch Safranin und durch Goldchloridlösung werden die Grenzleisten, die Körner wie die Knoten und Stränge des Netzgerüsts mehr oder weniger tief, feine blasse Körnchen und Fäden nicht oder nur schwach gefärbt. Durch Alaun-Hämatoxylinlösung und Karmin werden Grenzleisten wie derbere Knoten bald nur schwach, bald ziemlich dunkel gefärbt, die Körner gar nicht, blaß oder dunkel, während die Grundsubstanz immer nur eine schwache Färbung annimmt. Durch Eosin werden in dem Netz- und Körnerplasma die Leisten, Körner und Stromateile lebhafter gefärbt als durch Karmin und Alaun-Hämatoxylin.

Auf Zusatz von Essigsäure ziehen sich, auch nach starker Verdünnung derselben, die Körner- und genetzten Felder frisch untersuchter Objekte stark zusammen, Körner und Gerüstteile verblassen und schwinden, während ihre Substanz wie die der ganzen Felder gleichmäßig fein-, blaß- und dichtkörnig wird. Ein Kern wird dabei ebensowenig sichtbar als nach Behandlung der gefelderten Lamellen mit Kernfärbemitteln.

Etwas abweichend waren die Verhältnisse an den befiederten Hautabschnitten. Meist war hier statt gefelderten Plas-

mas eine Schicht kleiner, in blaße, feingranulierte Substanz eingebetteter Körner vorhanden, in welcher Kerne bald ganz fehlten bald in wechselnder Zahl eingestreut waren, und nur stellenweise fanden sich gefelderte Abschnitte oder vereinzelt und unverbunden eingelagerte Leisten. An der Epidermis der Ober- und Unterschenkel wechselten Abschnitte körnerhaltigen, nicht gefelderten Plasmas mit gefelderten Abschnitten, die bald Körner bald Gerüste, dabei aber hier in einem Teil ihrer Felder oder in sämtlichen kleine runde, oder sehr schmale strang- oder stäbchenförmige Kerne mit deutlicher Hülle und Stroma einschlossen.

In den Plasmafeldern des Laufs und der Zehen fehlten derartige Kerne fast ausnahmslos, derbere Knoten und Stränge besitzen zwar mitunter eine etwas körnige Beschaffenheit und man könnte dann versucht sein, sie für den Kernen äquivalente Bildungen zu halten, indessen können auch weniger derbe Gerüstteile die gleiche Beschaffenheit darbieten, es ist die Tiefe der Färbung, welche die Gerüstteile annehmen können, nur von ihrer Dicke abhängig und sie wie die Körner werden durch Essigsäure gleichmäßig fein und dicht granuliert, ohne daß ein Kern sichtbar wird. Dagegen entsteht ein solcher in mehr oder weniger zahlreichen Feldern vor oder während der Verhornung der Lamellen und ist meist nach seiner Form, Größe und Beschaffenheit von den Körnern wie von den derberen Netzknoten und Strängen auffallend verschieden. Die Umwandlung des Inhalts der Felder in eine h o r n a r t i g e, stärker brechende Substanz beginnt in den tieferen Lamellen des Epitrichium und setzt sich von der freien Oberfläche der Schilder auf die Duplikaturen der Lamellen fort, welche die Furchen zwischen den Schildern ausfüllen. Die Befunde wechseln dementsprechend, je nachdem einer oder ein paar vorhornten Lamellen (Fig. 21a') noch eine Netz- oder Körnerlamelle aufliegt (Fig. 21a) oder die Netz- oder Körnerschicht in ihrer ganzen Dicke verhornt sind. Aber auch dann ist die Verhornung im Bereiche der Duplikaturen häufig eine unvollständige und an Durchschnitten wie nach Ablösen der verhornten Lamellen bei der Flächenansicht sieht man dieselben sich kontinuierlich fortsetzen in Körner- oder Netzlamellen und kann somit leicht die Veränderungen konstatieren, welche die letzteren vor oder bei Eintritt der Verhornung erfahren. Von denselben werden meist Grenzleisten, Körner und Netzgerüste gleichzeitig betroffen, andern Male zunächst die Körner und die Netzgerüste, während die Grenzleisten anfangs unbeteiligt bleiben. Im ersteren Fall zeigt sich, daß die

Grenzleisten unter Verlust ihres Glanzes und ihrer scharfen Konturen an Dicke zunehmen, so daß sie als schmale, matt glänzende Bänder vortreten, und gleichzeitig differenziert sich bei einzelnen ihre Substanz zu feinen und blassen Körnchen und Fäden. Ebenso verblassen die Körner und Gerüstbälkchen und ihre Substanz sondert sich gleichfalls, bei den Körnern zum Teil unter Vakuolenbildung, zu feinen, blassen, dicht gestellten Körnchen und Fäden oder zu engmaschigen Netzen, die mehr oder weniger gleichmäßig das Innere des Feldes ganz oder teilweise einnehmen oder noch einzelne unveränderte Körner und derberer Netzknoten einschließen (Fig. 23 u. 24). Häufig ist der geformte Inhalt ganzer Gruppen von Feldern zu sehr engmaschigen und feinfädigen Netzen mit runden oder polyedrischen Maschen umgewandelt, die trotz der Enge der Maschen vollkommen deutlich vortreten. Die Körnerfelder und die Felder mit den primären Netzgerüsten grenzen bald unmittelbar an solche, welche bereits in ihrer ganzen Ausdehnung eine feinkörnig-fädige oder engmaschige Netzstruktur aufweisen, bald ist der Übergang ein allmählicher, indem an unveränderte Felder solche grenzen, deren Grenzleisten nur zum Teil verblaßt sind und deren Inneres nur stellenweise fein genetzt oder feinkörnig-fädig geworden ist; hie und da finden sich auch Stellen, wo das Innere der Felder bereits ganz oder zum größten Teil umgewandelt ist, während die Grenzleisten nahezu unverändert geblieben sind. Bei Verfolgung des Übergangs unveränderter Felder in verhornende hat man natürlich darauf zu achten, daß man nicht eine verhornende Lamelle, welche von einer dünnen Netz- oder Körnerlamelle nur teilweise bedeckt wird, als kontinuierlich mit der letzteren ansieht, was sich bei genauer Einstellung leicht vermeiden läßt. Mitunter scheinen die Gerüstteile oder Körner zunächst untereinander und mit der Grundsubstanz in größerer oder geringerer Ausdehnung zu verschmelzen, ehe sich die feine blasse Granulierung oder Netzstruktur entwickelt. Im Bereiche der Übergangszone ist dann in manchen Feldern oder in Gruppen derselben ihr Inhalt fast ganz homogen geworden oder es besteht derselbe aus kleineren und größeren Schollen homogener, schwach gelblicher Substanz. Daß es sich dabei um Veränderungen handelt, die der Verhornung vorausgehen, ergiebt sich aus dem Umstand, daß die Grenzleisten bereits verblaßt und breiter geworden waren.

K e r n e treten in den Feldern erst mit der Umwandlung des geformten Inhalts der Körner- und Netzfelder auf, bei oder nach

Bildung des feinkörnig-fädigen Materials. Ihre Menge ist eine sehr wechselnde. Im Bereiche mancher Lamellen sind sie äußerst spärlich und nur ganz vereinzelt in den Feldern anzutreffen, andere Male häufiger, so daß sich deren in einem Gesichtsfelde mehrere finden; seltener ist ein Kern in nahezu jedem der Felder enthalten. Nach ihrer Beschaffenheit zeigen die Kerne ein wechselndes Verhalten: manche besitzen eine durchbrochene aber scharf vortretende Membran und spärliche Stromateile oder neben 1—2 Kernkörperchen einen fein und dicht granulierten Inhalt oder ein netzförmiges Stroma (Fig. 23), anderen fehlt eine besondere Membran, sie erscheinen als blasse, ziemlich gleichmäßig und dicht granulierte Gebilde oder sind fast ganz homogen und mattglänzend. Im letzteren Fall greifen sie mitunter mit zackigen Fortsätzen in das Protoplasma aus (Fig. 25 a u. b), dessen Körnchen in ihrer Umgebung öfter durch ein stärkeres Brechungsvermögen ausgezeichnet sind (Fig. 25 b).

Da vor Eintritt der Verhornung Kerne in den Feldern fehlen, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie wie die feinkörnig-fädige oder fein genetzte Substanz aus dem Material der Körner und der Netzgerüste hervorgegangen und demnach neugebildet sind.

Farbstoffe werden von den verhornenden und verhornten Lamellen gar nicht oder nur in beschränkter Ausdehnung und in geringer Menge aufgenommen, auch die Kerne nur zum Teil gefärbt. Es scheint, daß mit Differenzierung der Körner und der Netzgerüste eine verhältnismäßig dichte, den starken Glanz und die Festigkeit der verhornten Teile bedingende und nicht oder nur in geringem Grade tingierbare Grundsubstanz gebildet wird. Nach vorgängiger Behandlung mit absolutem Alkohol werden auch durch Eosin-Benzol die Hornlamellen nur streckenweise und dabei gleichmäßig lebhaft rosa gefärbt, das feine Stroma ebenso wie die Grundsubstanz.

Das Rete M. stellt während des Verhornungsprozesses des Epitrichium's noch eine kontinuierliche Protoplasmamasse dar mit zahlreichen, in annährernd gleichen Zwischenräumen eingelagerten Kernen, die nur streckenweise seiner obersten Schicht (Fig. 20 und 21 b) fehlen, die dann auch durch ihr helleres, mitunter schwach glänzendes Aussehen sich von den tieferen Schichten unterscheidet. Die Protoplasmamasse ist nirgends zu distinkten Zellen gesondert und nur streckenweise und mit sehr unbestimmten Umrissen sind Cylinderzellen an der Grenze der Cutis zu unterscheiden, dagegen finden sich in großer Verbreitung fibrilläre

Strukturen, durch welche die Kerne samt dem sie unmittelbar umgebenden Protoplasma eine unvollständige Umgrenzung erfahren, so daß das ganze Protoplasmalager zu einer Anzahl kernhaltiger Territorien zerlegt wird.

Bei Flächenansichten treten einzelne kurze oder längere Fibrillen wie Bündel derselben hervor, welche sich gegenseitig teils durchsetzen, teils überschneiden und in einiger Entfernung von den Kernen dieselben in Form von mehr oder weniger konzentrischen Zügen umgürten (Fig. 26), während dazwischen Gruppen und Streifen von Fibrillendurchschnitten oder Körnchen, wie nur zu einem geringen Teil in die Gesichtsebene eintretende Fibrillen und Bündel derselben sichtbar sind. An Durchschnitten sind die Fibrillenbündel zum Teil gleichfalls auf längere Strecken sichtbar und umgrenzen dann in Form flacher Bögen längliche, den Kern einschließende Protoplasmamassen (Fig. 20 c). Daneben finden sich wieder Fibrillendurchschnitte und nur auf kurze Strecken sichtbare und nach verschiedenen Richtungen orientierte Fibrillen. Das Protoplasma zwischen den benachbarte Kernterritorien trennenden Fibrillen besitzt ganz dieselbe Beschaffenheit wie das die Kerne unmittelbar umschließende; Stachelzellen fanden sich nirgends im Bereiche des Laufs und der Zehen, dagegen im Rete des Schnabels.

In den Arbeiten von KERBERT [1]), E. GARDINER [2]) und JEFFRIES [3]) werden Zellen beschrieben und abgebildet, die den Feldern von Körner- und Netzlamellen entsprechen, dagegen haben diese Beobachter den Vorgang bei der Verhornung nicht näher berücksichtigt. ZABLUDOWSKI [4]) hat den Verhornungsprozeß am Schnabel vom Huhn und von der Taube untersucht und gefunden, daß die Zellen des äußeren Keimblatts (beim Huhn am 9ten, bei der Taube am 7ten Tag) sich vermehren und kleinere und größere tropfenartige Gebilde einschließen, die nach ihm die hornige Masse etwa so enthalten wie die Fettzellen das Fett und beim Huhn am 17ten Tag das ganze Innere der Zelle einnehmen. Nach der verhornten

1) Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Nr. 13.

2) Beiträge zur Kenntnis des Epitrichium des Vogelschnabels. Ebenda, Bd. 24.

3) The epidermal system of birds. Proceedings of the Boston soc. of nat. history.

4) Der Verhornungsprozeß während des Embryonallebens, SCHENK's Mitteilungen aus dem embryolog. Institut zu Wien, 1880. (Referat in VIRCHOW-HIRSCH Jahresbericht, über d. Fortschritte d. Medic.)

Zellpartie fortschreitend werden die Tropfen wieder zu kleineren körnchenartigen Partikeln, welche dichtgedrängt die Zellsubstanz infiltrieren, so daß die ganze Zelle von einer hornigen Substanz in möglichst fein verteilter Form durchsetzt ist. Z. bezeichnet die glänzenden tropfenartigen Bildungen als eine „hornige Substanz im flüssigen Zustande“, dagegen tritt die Verhornung erst ein, wenn aus den Körnern und aus den gröberen Netzgerüsten blasses feinkörnig-fädiges oder fein genetztes Protoplasma hervorgegangen ist. Da für Protoplasmanetze einmal die Bezeichnung Plastinnetze eingeführt worden ist, erscheint es zweckmäßig, den schon von Waldeyer benutzten Ausdruck Keratoplastin für die aus Eleidinkörpern oder verwandten Bildungen hervorgegangene Netzsubstanz in verhornenden und verhornten Teilen zu gebrauchen.

Waldeyer[1]) bezeichnet bei Säugern die Zellen der Hornschicht als abgelebt. Daß innerhalb der fertigen Hornsubstanz vitale Prozesse nur in sehr untergeordnetem Grade ablaufen, läßt sich schon aus dem Grunde annehmen, weil die verhornte Substanz das Eindringen von ernährenden Flüssigkeiten nur in sehr beschränktem Grade gestatten wird, immerhin würden sich als wirklich abgestorben nur die oberen Zelllagen bezeichnen lassen, in denen das Gefüge der Zellen bereits sich zu lockern beginnt. Als ein degenerativer läßt sich aber der Verhornungsprozeß nicht auffassen, da weder der Vorgang an sich dafür Anhaltepunkte bietet, noch auch die Körner und Netzgerüste, mit deren Differenzierung es beim Hühnchen zur Bildung von Hornsubstanz kommt, Eigenschaften besitzen, welche man als charakteristich für Degenerationsprodukte bezeichnen könnte.

Beim Menschen beginnt nach Minot[2]) der Verhornungsprozeß verhältnismäßig früh, indem bereits beim 6monatlichen Embryo eine Hornschicht vorhanden ist, deren Zellen von den größeren, polygonalen einer kontinuierlichen Zelllage bedeckt werden, welche dem Epitrichium der Vögel entspricht. Die polygonalen Felder enthalten rundliche, granulierte, nach Alaun-Hämatoxylinbehandlung fast sämtlich einen Kern aufweisende Massen, anscheinend das geschrumpfte Protoplasma.

---

1) Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. 1882.

2) Structure of the human skin. American naturalist, June 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Vergröſserung 1050.

Taf. I.

Fig. 1—7 grüne und braune feinkörnig-fädige Cutikularschichten der Blattepidermis von Euphorbia cypar. Fig. 1—6 quere Durchschnitte.

Fig. 1. Die etwas verdickte Cuticula geht links über in eine kleine Anhäufung grüner körniger Substanz; unter der Cuticula zieht sich eine schmale, schwach brechende Lamelle der Auſsenwand hin.

Fig. 2. An Stelle der Cuticula werden die beiden seitlichen Abhänge der stark konvex prominierenden Auſsenwand eingenommen von einer grünen, körnig-fädigen Schicht, die sich verschmälernd in die nur verdickte, nicht gefärbte Cuticula der Nachbarzellen ausläuft. Die unmittelbar unter der Cuticula befindliche äuſserste Lamelle der Auſsenwand ist schwach brechend, blaſs und fein granuliert.

Fig. 3. Über die Auſsenwand dreier Epidermiszellen erstreckt sich eine ziemlich mächtige, zum bei weitem gröſsten Teil grüngefärbte Cutikularschicht, die durch einen zarten, hie und da unterbrochenen, fädigen Kontur begrenzt wird. Die unterliegende äuſserste Lamelle der Auſsenwand ist wie bei Fig. 1 und 2 schwächer brechend als ihre innere Schicht und in derselben treten hintereinander aufgereihte Fäden vor.

Fig. 4. Grüne, über 5 Zellen sich hinziehende und in die etwas verdickte, glänzende, ungefärbte Cuticula auslaufende Cutikularschicht, die neben feinen Körnchen und Fäden auch eine Anzahl derberer einschlieſst.

Fig. 5. Zwei ähnliche grüne Schichten wie in Fig. 2—4. Das Protoplasma der einen Zelle ist ganz, das der anderen teilweise grün gefärbt. Über der Zelle rechts an Stelle der Cuticula eine Lage glänzender Körner.

Fig. 6. Ziemlich mächtige, wie das Zellprotoplasma braun gefärbte Schicht. Die äuſserste Lamelle der Auſsenwand der mittleren Zelle körnig und schwach brechend.

Fig. 7. Flächenansicht von Cutikularschichten, welche die Furchen zwischen benachbarten Zellen zum Teil ausfüllen und streckenweise grün gefärbt sind.

Fig. 8a. Erweichte, netzförmig differenzierte Cutikularschicht der Blattepidermis von Lophospermum sc. Während einer 3 Minuten langen Beobachtung, unter Anwendung von einprozentiger Zuckerlösung als Zusatzflüssigkeit, änderte die Schicht ihre Beschaffenheit vollständig. Ein Teil der Septen schwindet, bei anderen ändert sich ihre Form und Stärke wie die Weite der Maschen; die Zahl der geformten Teile nimmt ab und gleichzeitig bilden sich die persistierenden zu derberen aber schwächer brechenden Strängen und Knoten um (b).

Fig. 9a—c. Lücken in den Wandungen der Zellen der Blattepidermis von Ficus elastica. Flächenschnitt. In die Lücke bei a dringt vom wandständigen Protoplasma jeder der beiden Nachbarzellen ein feiner Faden ein.

Taf. II.

Fig. 1a. Schollen erweichter Substanz der Cuticula der Blattepidermis von Lophospermum sc. Während der Beobachtung ändert sich die Beschaffenheit der Konturen, der untere Abschnitt der grofsen Scholle schnürt sich von dem oberen ganz ab, die Fadenstrukturen ändern ihre Beschaffenheit, werden derber, und nach Schwinden der beiden Vakuolen rechts oben entwickeln sich zwei andere. Gleichzeitig ändern auch die kleinen Schollen links ihre Form, ihre Konturen werden teils blasser, teils treten dieselben schärfer vor (b). Zusatzflüssigkeit einprozentige Zuckerlösung.

Fig. 2—8. Durchschnitte durch die Blattepidermis von Dracaena Dr.

Fig. 2. Flächenansicht der feinkörnig-fädigen Schicht der Aufsenwand; Körnchen und Fäden gehen zahlreiche netzförmige Verbindungen ein.

Fig. 3. Durchschnitt durch eine Seitenwand und die angrenzenden Abschnitte der Aufsenwände. Die Seitenwand wird durch ein fädiges Gerüst mit einer Anzahl derberer Knoten und Stränge gebildet, die zum Teil mit ihren zackigen Fortsätzen in die Zelllichtung prominieren; dieselbe setzt sich unmittelbar fort in die körnig-fädige Schicht der Aufsenwand. Speziallamellen fehlen, die Abgrenzung der Seiten- und Aufsenwand von der Zelllichtung wird lediglich durch die der Wandung zugehörigen Körnchen, Fäden, Knoten und Stränge bewirkt.

Fig. 4. Von der körnig-fädigen Schicht der Aufsenwand ragen Fäden frei in die Zelllichtung ein. In die Seitenwand rechts setzt sich die körnig-fädige Schicht fort unter gleich dichter Stellung ihrer Körnchen und Fäden, während die Seitenwand links nur vereinzelte gekörnte Fäden einschliefst und in der Aufsenwand der Nachbarzelle links die körnig-fädige Schicht sich verschmälert und nach innen durch eine Speziallamelle begrenzt wird.

Fig. 5. Das sehr dünn auslaufende Ende eines queren Durchschnitts. Die körnig-fädige Schicht setzt sich in die Seitenwände fort, bildet links im Durchschnitt einen spitz auslaufenden, durch stark glänzende derbe Körnchen und Fäden gebildeten Kegel, während sie rechts in der Mittellinie aufgereihte, stark glänzende Körner einschliefst. Eine Speziallamelle besitzt nur die Seitenwand links. Längs des äufseren Randes der körnig-fädigen Schicht senken sich wie in Fig. 4 vereinzelte kurze Fäden in die cutikularisierte Schicht ein.

Fig. 6. Flächenschnitt. Durchschnittsbild einer primären Querwand mit den zugehörigen Seitenwänden. Die mittlere, mit der körnig-fädigen Schicht der Aufsenwand zusammenhängende Lamelle ist ausgezeichnet durch die Derbheit und den starken Glanz ihrer Körnchen. Ein strangförmiger, gleichfalls stark glänzender Fortsatz derselben dringt jederseits durch die Speziallamelle in die Zelllichtung ein und läfst sich in derselben noch eine Strecke weit verfolgen. In den unteren Seitenwänden ist aufserdem ein gleichfalls stark glänzender, derbkörniger Strang eingeschlossen, der im Bereiche der Abgangsstelle der Querwand zu einem glänzenden, im Durchschnitt pyramidenförmigen Gebilde anschwillt und nach rechts fein ausläuft.

Fig. 7. Primäre Querwand und angrenzende Abschnitte der Seitenwände. Die körnig-fädige Struktur der Querwand setzt sich in eine gleichbeschaffene der Seitenwände fort. Links oben hat sich von der Seitenwand aus die Membranbildung in die Zelllichtung hinein fortgesetzt und ist der im Durchschnitt zapfenförmige Fortsatz der ersteren von der Querwand durch eine schmale Spalte getrennt.

Fig. 8. Flächenansicht einer Seitenwand, die eine Anzahl teils spindelförmiger, teils gröfserer unregelmäfsig geformter, mit zackigen Fortsätzen versehener, homogener Gebilde einschliefst, die zum Teil untereinander anastomosieren. Längs des oberen Randes senken sich Fäden der körnig-fädigen Schicht in die Seitenwand ein.

Fig. 9—12. Quere Durchschnitte durch die Blattepidermis von Euphorbia c. Die getrockneten Schnitte waren 10 Minuten der Einwirkung rauchender Salpetersäure ausgesetzt und dann mit Ammoniak behandelt worden.

Bei 9 und 10 treten konzentrische Lamellen in den äufseren Abschnitten der Aufsenwandungen, bei Fig. 11 in der ganzen Dicke derselben hervor. Blasse, feine Radiärfäden durchsetzen bald spärlich, bald in dichter Stellung die Aufsenwände in ihrem inneren Abschnitt (Fig. 9 und 11), oder in ihrer ganzen Dicke (Fig. 10). In Fig. 12 ist die Aufsenwand homogen geblieben und nur im Bereiche ihres inneren Umfangs tritt eine feine Strichelung durch parallele, gekörnte, radiär gestellte Fäden hervor.

Das intracellulare Protoplasma ist infolge der Einwirkung der Säure stärker glänzend geworden, während die Radiärfäden immer sehr blafs sind.

In der Zelle Fig. 9 links nimmt eine anscheinend aus Membransubstanz gebildete, mit ein paar zackigen Fortsätzen versehene Scholle den ganzen oberen Abschnitt der Zellhöhle ein.

Fig. 13—16 von Längsdurchschnitten, Fig. 17 und 18 von Flächenschnitten der Blattepidermis von Euphorbia c., die in der gleichen Weise behandelt worden sind.

Fig. 13. Der ganze innere Abschnitt der Aufsenwand wird durch eine Netzschicht eingenommen, während der äufsere konzentrische Lamellen enthält.

Fig. 14. Zwei der konzentrischen Lamellen gehen in verbreiterte, körnige Abschnitte über; die inneren Lamellen werden von einzelnen Radiärfäden durchsetzt.

In Fig. 15 besteht die Aufsenwand fast in ihrer ganzen Dicke aus sehr feinen, parallelen, gekörnten Fibrillen.

In Fig. 16 besitzt die Membran gleichfalls ein fibrilläres Gefüge, die einzelnen Fibrillen sind aber hier kurz und nehmen am unteren Ende der Zeichnung einen etwas welligen Verlauf an.

Fig. 17. Die innere Begrenzung der hier homogenen Membran wird oben und unten durch einen Streifen wandständigen, mit der letzteren verbundenen Protoplasmas gebildet und beide Streifen laufen aus in eine schmale, bereits der Membran zugehörige Netzschicht, deren Fäden sich durch ihre Feinheit und Blässe auszeichnen. Auch die vom oberen wandständigen Protoplasmastreifen ab- und in die Membran eintretenden Fäden sind sehr blafs und fein.

Fig. 18. An dem einen Zellpol erstreckt sich von der Innenfläche der homogenen Membran eine weitmaschige Netzschicht mit blassen, feinen Fäden ziemlich tief in die Substanz der Membran hinein. Auch hier ist der Streif wandständigen wie das im Innern der Zelle befindliche Protoplasma durch seinen stärkeren Glanz vor den der Membran zugehörigen Netzen ausgezeichnet.

Fig. 19, 20 und 21 Membranlücken der Epidermiszellen der Blätter von Dracaena Dr., Rhododendron p. und der Parenchymzellen des Knollens von Cyclamen europ.

Fig. 19. Lücken in den Wandungen einer Epidermiszelle von Dracaena Dr. (von der Unterseite des Flächenschnitts aus gesehen). Aufser zwei gröfseren, von Protoplasma ausgefüllten Lücken noch eine sehr schmale am Kantenwinkel rechts oben. Eingeschlossen im Protoplasma zwei glänzende, anscheinend aus Membransubstanz gebildete Körner, wie sie sich vereinzelt und im Bereiche der Lücken auch in Fig. 20 bei d und e finden.

Fig. 20 a—e. Lücken in den Wandungen von Epidermiszellen von Rhododendron p. Bei a greifen die Enden der beteiligten Membranabschnitte unter Bildung eines schmalen Spaltes übereinander und schärfen sich gleichzeitig, wie auch in Fig. 19, zu. Auch bei d und e sind die Enden der an der Lücke beteiligten Membranen verschmälert; bei c greift das untere Rudiment der Querwand mit drei zackigen Fortsätzen in die Lücke aus.

Fig. 21 a—g. Lücken in den Wandungen der Parenchymzellen des Knollens von Cyclamen, bei a—f im Durchschnitt, bei g von der Fläche. Die Lücken sind leer oder von körnig-fädigem Protoplasma erfüllt, die begrenzenden Membranabschnitte mehr oder weniger beträchtlich verdünnt und zugeschärft. Bei c ist der unterhalb der Lücke befindliche, dieselbe begrenzende Membranabschnitt im Diffusionsbild sichtbar.

Taf. III.

Fig. 1 — 8. Lücken in den Wandungen von Intercellularen des Knollens von Cyclamen mit Neubildung von Celluloselamellen und Schalen oder kapselförmigen Gebilden in denselben.

Die die Lücken begrenzenden Membranabschnitte laufen teils zugeschärft aus (Fig. 2, 3, 5 und 6), teils schieben sie sich übereinander (Fig. 6) oder enden etwas verdickt wie bei Fig. 4. Bei Fig. 1 fehlt auf der einen Seite die Wand der Intercellulare vollständig, an Stelle derselben wird die Lücke durch einen Streifen körnig-fädigen Protoplasmas geschlossen, wie ein solcher auch die Lücken bei Fig. 2—5 schliefst.

In Fig. 5—8 stellen die innerhalb der Intercellularen entstandenen neuen Membranen kapselartige, im Bereiche eines Teils ihres Umfangs mit der Wand der Intercellulare verschmolzene Gebilde dar, die im Durchschnitt ganz geschlossen sind (Fig. 5, 7 u. 8 a) oder durch eine Lücke mit dem sie umgebenden Intercellularraum kommunizieren (Fig. 6 und 8 b).

Bei Fig. 8 b ragt von der Wand der Kapsel ein blattförmiger Fortsatz in ihr Inneres, das hier, wie in Fig. 5 körnig-fädiges, in Fig. 6 netzförmiges Protoplasma einschliefst. In Fig. 6 erstreckt sich vom unteren Umfang der Kapsel ein trichterförmiger Fortsatz sehr blasser, homogener Substanz nach dem unteren Kantenmuskel.

In Fig. 7 wird nur die Mitte des Kapselraumes von körnig-fädigem Protoplasma eingenommen, während derselbe aufserdem, bis auf eine kleine Lücke am linken Umfang, ganz von blasser, homogener, schwach brechender Substanz erfüllt wird.

In Fig. 9 wird der Intercellularraum durch eine Querwand in zwei Hälften geteilt.

Fig. 10 — 12. Neugebildete Membranlamellen in den Zellen des Knollenparenchyms von Cyclamen, die an den Enden ganz allmählich in Streifen homogenen oder granulierten Protoplasmas auslaufen. In Fig. 12 ist die Wandung im unteren Abschnitt des Zellumfangs rechts eine doppelte und mit beiden Membranlamellen eine dritte verschmolzen, die sich quer in das Zellinnere hinein entwickelt hat.

Fig. 13—16. Fädiges Gefüge der Mittellamelle der Wandungen der Parenchymzellen aus dem Knollen von Cyclamen nach Behandlung der Schnitte erst mit Liq. Kali c. und dann mit rauchender Salpetersäure und mit Ammoniak.

In Fig. 13 ist der die Zellwand durchziehende Faden samt den beiden strahligen Knoten, in welche er ausläuft, eingeschlossen in eine kanalartige Lichtung; nur der Knoten links zeigte eine blasse gelbliche Färbung.

In Fig. 14 werden die Zellwände von gelbgefärbten Fäden durchzogen, welche beim Übergang von einer Wand in die andere miteinander anastomosieren.

Fig. 15. Die sehr beträchtlich gequollene vertikale Wand schliefst mehrere Züge gelber Fasern ein, von denen einer in einen sehr derben dreieckigen Knoten ausläuft. Von dem letzteren geht wieder eine ungefärbte Faser ab, die, eingeschlossen in einer hellen, kanalartigen Lichtung einen Teil der angrenzenden Wandung rechts durchsetzt. Die obere Wand der Zelle links wird gleichfalls von ungefärbten Faserreisern durchzogen.

Fig. 16. Der horizontale Membranabschnitt wird von mehreren, streckenweise gelbgefärbten Fasern durchzogen, die auch die anstofsenden Membranen noch eine Strecke weit in axialer Richtung durchsetzen.

Taf. IV.

Fig. 1 a—p. Chlorophyllkörper aus dem Mesophyll von Philodendron mit Stärkekörnern und Knoten; aus mit wässriger Jodlösung behandelten Schnitten eines Blattstücks, in welchem nach Einwirkung von Alkohol das Chlorophyll eine gelbe Färbung angenommen hatte. Die Stärkekörner und stärkehaltigen Protoplasmateile sind hier und in den übrigen Abbildungen mehr oder weniger dunkel gehalten, je nach dem Grade der Blau- oder Violettfärbung durch die Jodlösung.

a Chlorophyllkörper mit netzförmigem weitmaschigem, nach oben in frei abtretende Fäden auslaufendem Stroma, das sich kontinuierlich in eine engmaschigere ungefärbte Netzschicht des Protoplasma fortsetzt; vier zackige Stärkeknoten laufen mit ihren Fortsätzen in feine Netzfäden aus.

b und *c* Chlorophyllkörper mit ähnlichen, in fädige Fortsätze auslaufenden Stärkeknötchen, die in c zum Teil miteinander verschmolzen sind.

d—*g* gröfsere, unregelmäfsig geformte Stärkekörner mit homogenem Innern, die mit ihren zackigen Fortsätzen bei d anastomosieren, bei f und g durch dieselben mit dem umgebenden Netzstroma der Chlorophyllkörper zusammenhängen.

Die Stärkekörner in den Chlorophyllkörpern h—p schliefsen noch kenntliche Teile des Stromas der letzteren ein.

h Stärkekorn mit zwei Fortsätzen, von denen der breitere, durch Jod nur lichtblau gefärbte in seinem Innern ein paar Körnchen und feine Fäden erkennen läfst.

i blafs violettes, von einem fädigen, mit Körnchen besetzten Kontur begrenztes, einen blassen Faden einschliefsendes Stärkekorn.

In *k* und *l* besteht der stärkehaltige Abschnitt des Chlorophyllkörpers aus einem Netzabschnitt, dessen Fäden dunkler blau gefärbt sind als die Zwischensubstanz und von dessen Umfang zackige und fädige Fortsätze abtreten.

Das Stärkekorn in *m* schliefst einige dunkler blau als die Grundsubstanz gefärbte Körner und Körnchen ein und aus demselben treten eine Anzahl gefärbter, derbfädiger Fortsätze aus.

Der Chlorophyllkörper *n* enthält ein peripher gelegenes, mit zackigen Fortsätzen versehenes Stärkekorn mit einem dunkler blau gefärbten, gleichfalls zackigen Körper im Innern und drei kleine, mit zackigen Fortsätzen versehene Stärkeknötchen.

Die Chlorophyllkörper in *o* und *p* enthalten gleichfalls je ein Stärkekorn mit zackigen Fortsätzen und tiefer blau gefärbten körnigen Einschlüssen, der Chlorophyllkörper in o, daneben noch ein paar kleine Stärkeknötchen.

Fig. 2a—d stärkehaltige Kerne aus dem Rindenparenchym des Knollens von Orchis bifol.

a zwei zackige Stärkeknötchen (*St*) im Kern und ein demselben anliegendes Protoplasmaklümpchen mit ein paar kleinen Stärkekörnern.

In *b* neben einem Stärkeknötchen in der Peripherie ein dem Kernkörper angelagertes, ein paar Körnchen einschliefsendes und durch einen fädigen Kontur begrenztes polygonales Stärkekorn.

In *c* zwei dem genetzten Kernkörper unmittelbar anliegende Stärkekörner.

In *d* eine Anzahl meist zackiger, in fädige Fortsätze zum Teil auslaufender kleiner Stärkekörner, zwei derselben innerhalb der Membran, nach dem Kerninnern wie nach aufsen prominierend.

Fig. 3 I—VII Stärkekörper aus dem Protoplasma der Parenchymzellen der Zwiebelschalen der Tulpe.

I ein paar blaue strangförmige, isoliert im Protoplasma liegende Gebilde.

II und III blafsblaue, unregelmäfsig geformte Stärkekörner mit breit abtretenden zackigen Fortsätzen und (in II) aus den peripheren Abschnitten austretenden feinen Fäden; Zacken und Fäden zum Teil blafsblau, die derberen der im Innern befindlichen Körnchen dunkler blau als die Grundsubstanz.

IV blafsblauer Stärkekörper mit ein paar derben zackigen Fortsätzen, körnig-fädigem Innern. Die derberen Körnchen des Inneren und das kleine Korn dunkler als die Grundsubstanz gefärbt.

V blafsviolettes, oben von ungefärbtem Netzplasma umgebenes, eine Anzahl dunkelblauer zackiger Knötchen einschliefsendes Korn.

VI unregelmäfsig gestalteter, mit lappigen und zackigen Fortsätzen versehener Stärkekörper, in seiner Umgebung ein Paar kleine gezackte Stärkekörper, in denen wie in einem Paar der Fortsätze dunkler blau gefärbte Teile, aber keine Protoplasmareste mehr zu erkennen sind.

VII Korn mit dunkler gefärbter derber Hülle und lichter blauem, körnig-fädige blasse Substanz einschliefsendem Innern.

Fig. 4. Stärkeeinschlüsse des Zellinhalts aus dem Parenchym des Knollens von Cyclamen.

I—III stärkehaltige frei im Zellinnern liegende homogene Aglaioplasten, bei I ein kleines, bei II ein gröfseres Stärkekorn einschliefsend, während die Scholle bei III als Ganzes, bis auf den Rand rechts, gebläut worden ist; dieselbe schliefst einzelne Körnchen wie Gruppen derselben ein, die dunkler blau gefärbt sind als die homogene Substanz der Scholle.

IV—VII gröfsere und kleinere, von netzförmigem Aglaioplasma umschlossene runde oder ovale, glatt konturierte Stärkekörner ohne körnig-fädige Einschlüsse.

VIII polygonales Korn mit fädiger Begrenzung und Körnchen im Innern, die dunkler blau als die Grundsubstanz gefärbt sind; von den Ecken oben und unten gehen ein paar fädige Fortsätze aus, die sich in die umgebenden Protoplasmanetze einsenken.

IX und X blafs blaue Netzklumpen mit zackigen, zum Teil in Fäden auslaufenden Fortsätzen; die Netzteile des Innern sind dunkler blau gefärbt als die Grundsubstanz.

XI ein homogenes, dunkelblaues Korn geht nach abwärts über in eine lichter blaue Netzpartie, deren Fäden nicht dunkler gefärbt sind als die Grundsubstanz.

XII dunkelblaues Korn mit einzelnen lichtblauen Fortsätzen, die unten netzförmige Anastomosen eingehen.

XIII Stärkekorn mit blafsblauem, blafse körnig-fädige Substanz einschliefsendem Innern und partieller dunkler blauer, homogener, in das Innere mit ein paar Fortsätzen eingreifender Schale.

Fig. 5. Stärkeeinschlüsse des protoplasmatischen Zellinhalts aus dem Parenchym des Knollens von Phajus.

I Leukoplast aus dem Rindenparenchym mit zwei rundlichen, blafsvioletten, kleine Körnchen einschliefsenden und von fädigen Konturen begrenzten Stärkekörnern; vom Kontur derselben treten einzelne feine Fäden ab und in das umgebende Stroma ein.

II einzelne isoliert im wandständigen Protoplasma liegende gebläute Körnchen und Fäden.

III zwei violette Fadenringel mit ungefärbtem Inhalt, der eine mit kurzen, stielartigen Fortsätzen.

IV eckiges Stärkekorn mit fädigem Kontur, ein Körnchen und einen Faden einschliefsend.

V Stärkekorn mit sehr blafs gefärbter Grundsubstanz, lebhafter gefärbten Stromateilen.

VI zackiges Stärkekorn mit körnig-fädigem Innern, einen dunkler blau gefärbten, zackigen Körper einschliefsend.

VII Korn, das am Umfang rechts tief, zum gröfseren Teil lichtblau gefärbt ist und in letzterem einzelne Körnchen einschliefst.

VIII und IX sehr unregelmäfsig gestaltete, mit stielförmigen und zackigen, bei VIII anastomosierenden Fortsätzen versehene

Stärkekörper aus der Wandschicht; die in ihnen sichtbaren Körnchen zum Teil dunkler blau als die Grundsubstanz gefärbt.

x halbmondförmiger Stärkekörper ohne Differenzierung im Innern, mit zackigen Fortsätzen längs des oberen Randes; rechts längs des konvexen Randes ein blauer, aus dicht hintereinander gestellten Körnchen bestehender Strang.

xi. Das dunkelblau gefärbte, herzförmige Stärkekorn wird oben bedeckt von einer blafsblauen, teils homogenen, teils genetzten Plasmaschicht, die nach links einen lappigen, tiefblauen Anhang besitzt. In der Netzschicht waren Körnchen und Fäden zum Teil dunkler gefärbt als die Grundsubstanz; von der Netzschicht erstreckt sich eine schmale körnige, noch blau gefärbte Zone längs des linken Umfangs des Korns bis zu seiner Spitze.

xii Gruppe von tiefgefärbten, in Protoplasmanetze eingebetteten Stärkekörnern, rechts oben zwei homogene, gelbe Aglaioplasten. Die den letzteren zunächst liegenden Stärkekörner sind ziemlich regelmäfsig konturiert und knapp von einem kapselartigen Saum verdichteten Protoplasmas umschlossen. Der grofse, hakenförmig gekrümmte Stärkekörper links greift an seinem inneren Umfang mit zackigen Fortsätzen in die Protoplasmanetze ein und läfst innerhalb seiner hier lichter blauen Substanz Einschlüsse von Körnchen und Fäden noch erkennen, die ebenso längs des lichteren oberen Randes des Stärkekorns rechts unten sichtbar sind.

xiii grofses Stärkekorn, das links längs seines oberen Umfangs mit zackigen Fortsätzen in das umgebende Netzprotoplasma ausgreift.

Fig. 6. Runder genetzter Aglaioplast (c) und zwei längliche, teils homogene, teils genetzte Aglaioplasten (b und a) aus dem Parenchym des Knollens von Cyclamen.

Fig. 7 i und ii. Derbe, zum Teil knotig verdickte, glänzende Fasern, die neben körniger Substanz aus homogenem Aglaioplasma hervorgegangen sind; aus dem Parenchym des Knollens von Phajus.

Fig. 8 i Kristalloid aus dem Knollen von Cyclamen, ii Kristalloide aus der Tulpenzwiebel, iii Gruppen gröfserer und kleinerer ungefärbter Kristalloide aus dem Knollen von Phajus, iv blaue Büschel von Kristalloiden aus dem Rindenparenchym des Knollens von Phajus, die bei b und c in eine kompakte, homogene Protoplasmaschicht eingebettet sind, während bei a zwischen den blauen Nadeln ungefärbte Fäden vortreten, v kleinere zackige Farbstoffkörper ohne deutlich kristallinische Form.

Taf. V.

Fig. 1—13 Stärkekörner aus der Tulpenzwiebel (Fig. 6 aus dem Knollen von Phajus), die acht Stunden mit Speichel bei 45^{0} C. behandelt und zum Teil entstärkt worden sind. Fig. 4 bis 13 nach Jodbehandlung.

Fig. 1. Völlig entstärktes Korn mit kapselartiger Hülle aus verdichtetem Protoplasma, die nach links unterbrochen wird durch blafses feinkörnig-fädiges Protoplasma, das hier sich auch in die Peripherie der Stärkecellulose fortsetzt.

Fig. 2. Am obern und untern Umfang besitzt die Stärkecellulose eine fein- und blafsgranulierte Beschaffenheit; im oberen Teil ein paar stärker brechende Querstreifen.

Fig. 3. Im gröfsten Teil seines Umfangs wird das Korn umschlossen von einer kapselartigen protoplasmatischen Hülle, am unteren Rand besitzt die Peripherie des Korns eine blafs- und feingranulierte Beschaffenheit und sein Kontur setzt sich von da in einen feinen blassen Faden fort, der längs des Randes rechts unmittelbar unter der Kapsel das Korn begrenzt.

Fig. 4. Korn ohne protoplasmatische Hülle. Die Peripherie in gröfserer Ausdehnung feinkörnig-fädig; längs des Umfangs rechts ragen zwischen den Körnchen in gröfserer Zahl feine und kurze Fäden frei nach aufsen vor.

Fig. 5 und 6. Der Umfang der entstärkten Partien zum Teil feinkörnig, mit feinen kurzen, nach aufsen prominierenden, in der Peripherie des Korns wurzelnden Fäden. In der homogenen Substanz der Cellulose bei 5 quere Streifen, bei 6 auch ein paar kleine Körner.

Fig. 7. Das von einer protoplasmatischen zum Teil ziemlich feinen Hülle umschlossene Korn enthält in seinem entfärbten Abschnitt Körnchen in Reihen und Gruppen, wie einzelne feine und kurze Fäden.

Fig. 8. Kontur der Cellulose zum Teil körnig; im Innern derselben Körnchenreihen und Gruppen und ein etwas dunklerer, prismatischer, Körnchen einschliefsender Körper.

Fig. 9. Periphere Abschnitte der Cellulose blafs granuliert mit einzelnen kurzen, frei vorstehenden Fäden. Im Innern eine Anzahl Querstreifen.

Fig. 10, 11 und 12. Die Cellulose besitzt fast in der ganzen Ausdehnung der entstärkten Partien eine blafskörnig-fädige Beschaffenheit, während ihr Kontur in Fig. 10 in seiner ganzen Ausdehnung, in Fig. 11 und 12 teilweise durch derbe, etwas glänzende Fäden und Körnchen gebildet wird. In Fig. 11 sind die letzteren gruppenweise auch im Innern der Cellulose enthalten.

Fig. 13. Kontur und zum Teil auch die periphere Zone der Cellulose feinkörnig mit einzelnen frei vortretenden kurzen Fäden; im Innern blasse Körner und quergestellte Stränge und Streifen.

Fig. 14—17. Kerne aus der Zwiebelscheibe der Tulpe.

Die Stromateile in 14 sind blafs und sehr zart, in 15 derber und etwas glänzend und neben denselben finden sich in beiden Kernen blasse, graue, rundliche oder ausgezackte, sehr fein granulierte Körner.

Der Kern Fig. 16a verkleinert sich unter Verdichtung seines Stromas im Verlaufe von 10 Minuten nach Anfertigung des Präparats und erhält die Form und Beschaffenheit von 16b.

Fig. 17. Das Kernstroma hat sich, unter Aneinanderrücken und teilweisem Verschmelzen seiner Teile im Bereiche von nahezu der Hälfte des Kernumfangs im Verlaufe von 10 Minuten von der Membran abgelöst und zurückgezogen.

Fig. 18. Das Stroma des Kerns hat sich im gröfseren Teil seines Umfangs von der Membran abgelöst und zurückgezogen. Die entstandene Lücke war anfangs von der Grundsubstanz des Kerns, dem Enchylema, gleichmäfsig ausgefüllt, dann zog sich das letztere ebenfalls zusammen und bildete eine blasse, zart konturierte, dem retrahierten Stroma aufsitzende Halbkugel, die sich rasch bis auf die punktierte Linie und schliefslich bis zur Grenzlinie der abgelösten Stromateile zurückzieht.

Fig. 19 a—l. Wechsel in der Beschaffenheit der Form und des Stromas des einen Polabschnitt eines ovalen Kerns, wie er sich im Verlaufe einer Stunde in Pausen von 3—10 Minuten vollzog und bei Abbrechen der Beobachtung noch fortdauerte.

Fig. 20—26. Epidermis des Hühnchens aus der letzten Woche der Bebrütung.

Fig. 20. Durchschnitt durch die Epidermis eines Schildes vom Lauf vom 18. Tage der Bebrütung.

a Netzlamelle des Epitrichium, b obere kernfreie Schicht des Rete, c kernhaltiges Rete mit Zügen von Fibrillen, welche die Kerne und eine diese einschliefsende Protoplasmaschicht umgürten.

Fig. 21. Durchschnitt durch die Epidermis eines Schildes vom Lauf. Unter der genetzten Lamelle a eine bereits verhornte a^1, unter dieser die oberste kernfreie Schicht des Rete.

Fig. 22. Flächenansicht der Felder einer Lamelle des Epitrichium mit teils netz- teils reiserförmigem Bau des Gerüsts in den ersteren.

Fig. 23. Kernhaltige Felder einer verhornenden Lamelle des Epitrichium mit sehr blassem, feinfädigem, zum Teil netzförmigem Stroma und hellen, breiten, an zwei Stellen zu Stromateilen differenzierten Grenzleisten.

Fig. 24. Verhornendes Feld mit blassem, feinem Stroma, das einige verbreiterte und verblafste Knoten und Stränge einschliefst, die sich noch nicht zu blassen und feinen Körnchen und Fäden differenziert haben, aufserdem noch ein paar unveränderte, glänzende, zackige Knoten. In den zwei angrenzenden Feldern ist das Stroma glänzend und noch ganz unverändert.

Fig. 25 a und b. Zwei blasse, mit zackigen Fortsätzen versehene Kerne aus Feldern einer verhornenden Schicht. In b wird der Kern eingefafst durch eine Zone dunkler Körnchen und Fädchen, während weiter nach aufsen das Stroma blafs wird.

Fig. 26 von einer Flächenansicht des Rete. Die Protoplasmamassen zwischen den Kernen gehen hier wie überall im Rete im Bereiche der Schilder und Schuppen kontinuierlich ineinander über; nur insofern findet eine Abgrenzung der Protoplasmamasse zu einzelnen Territorien statt, als die Kerne in einiger Entfernung von kon-

zentrischen Fibrillenzügen umkreist werden. Zwischen den einzelnen Fibrillen Körnchen (Fibrillendurchschnitte) und schräg auf- oder absteigende Fibrillenbruchstücke.

Inhalt.



R. Semon del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

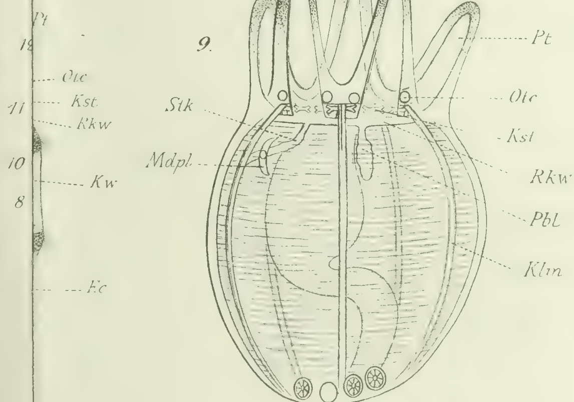


Verl. v. Gustav Fischer

4.

13 1 Pt Sa Kst Nstr 2 3 6 4 5 7 9

Aow Vd Md Ed



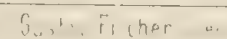
1 2 3 4

5 6 7 8 9

Mt
Mdschu
Pt
Otc
Kst
Rkw
St
Pbl
Ec

Ot
Kst
Kw
Fr

Fr
Pt
Stk
Otc
Mdpl
Kst
Rkw
Pbl



Jr

Pr

Mow

Taf. VIII

1

Pl
Pl
Pl
Pr
2

3

Sa
Stk
Rp
Pbl
Stk
Pbl
Sa
Pl
Pl

4

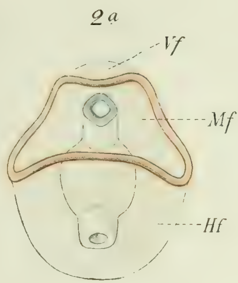
Fu
Iu
Kn
Kn
Vd

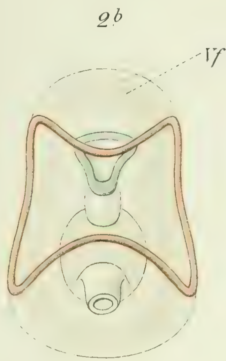
5

Low[1]
Low[2]
Pow[1]
Low[2]
Vd
Pow[1]

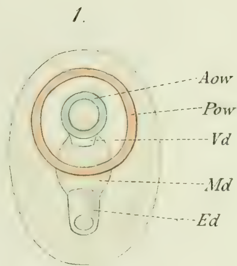
6

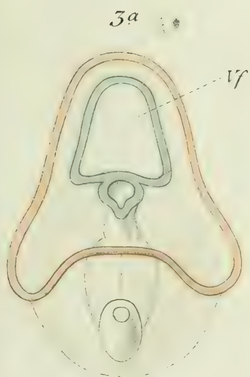
Vd

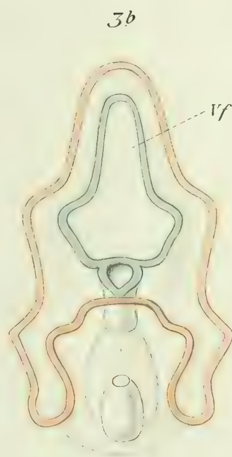


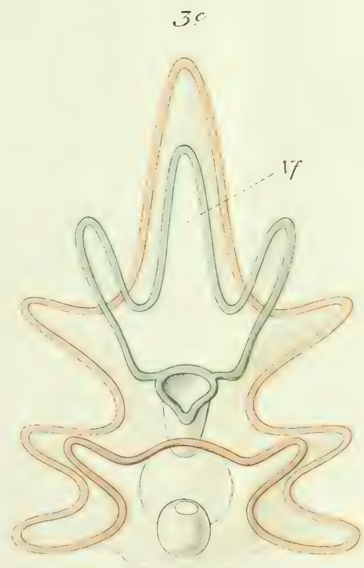












R. Semon del. Gustav Fischer

Jena.

4

Otc
Mdschw
Tr
Msnch
Tl
Mhn
Nstr
Msnch
Otc
Otc
Msnch
Pt
Tn
Tl

5

Twe
Tlm
Wsein
Pt
Dlm
Msnch
Mdsche
Rm
Msnc
De
Tn

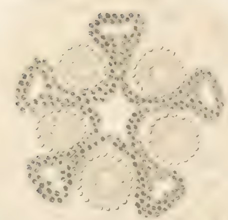
6

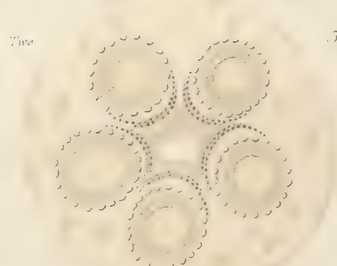
Mdsche
Rn
Klm
Pt
Kn
Tn





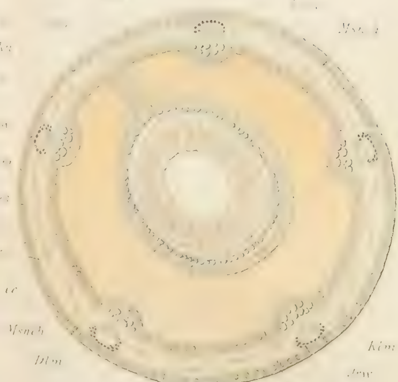


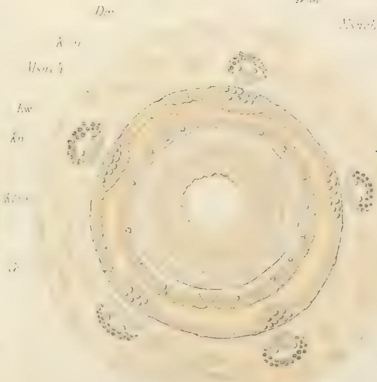






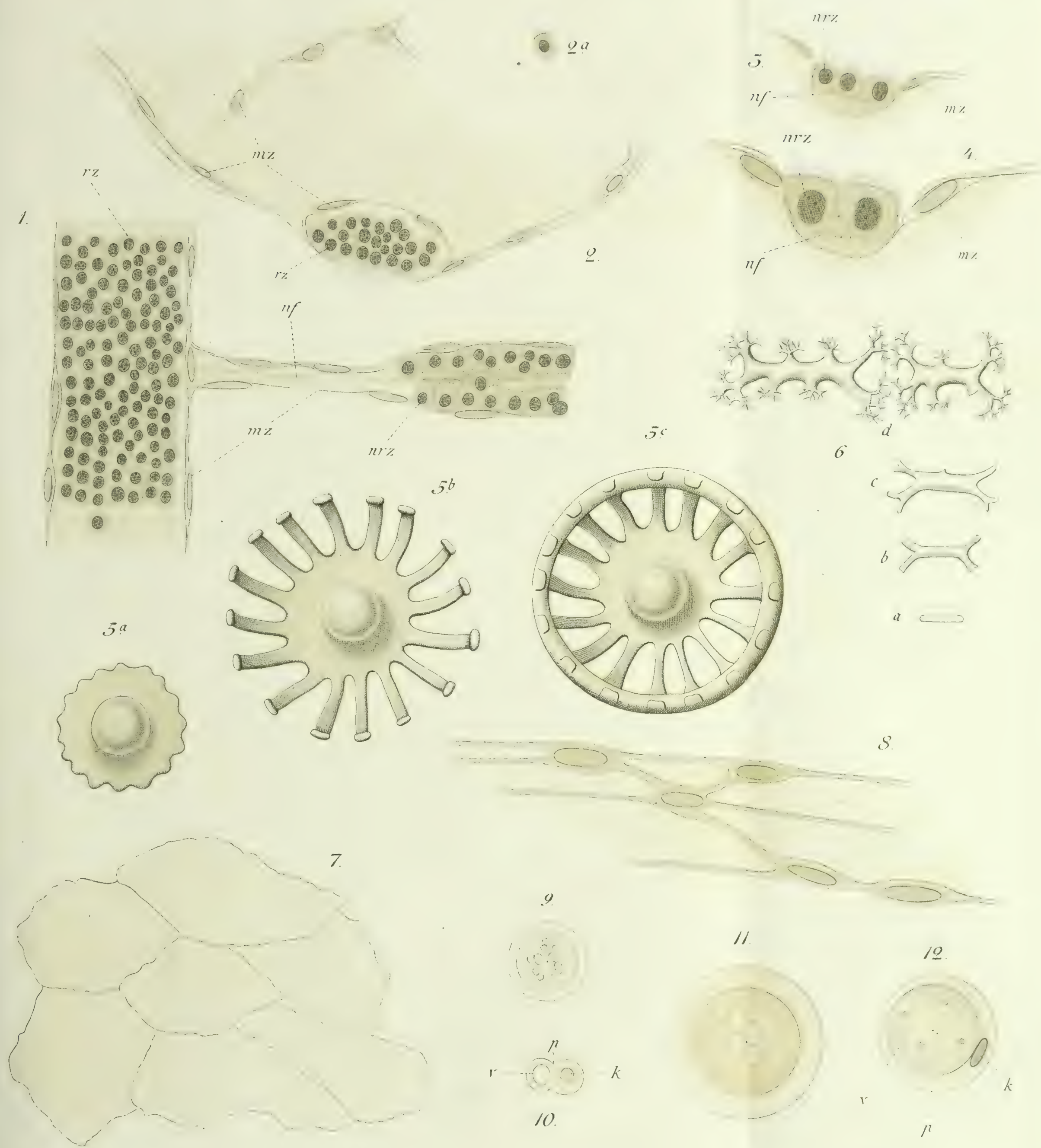


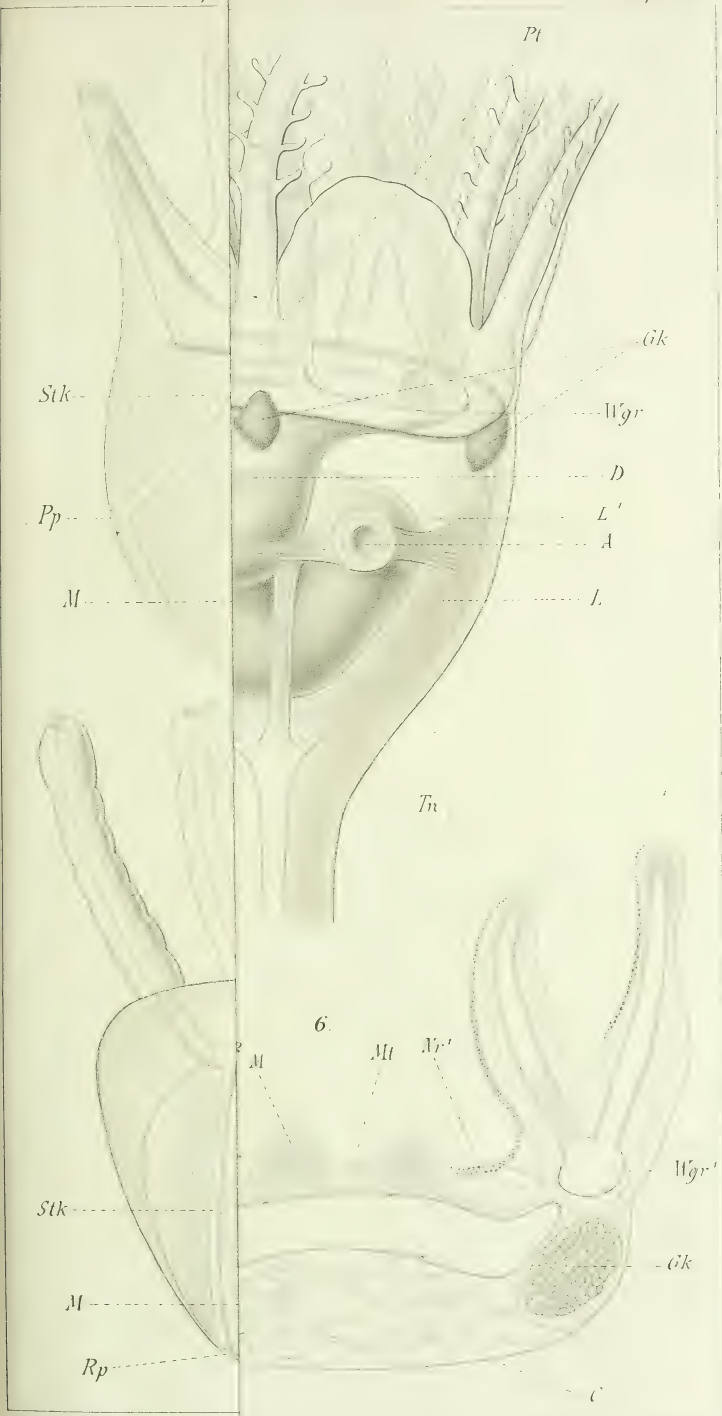






Gustav Fischer


1.
rz
mz
nf
nrz
2.
2a
3.
nrz
nf
mz
4.
5a
5b
5c
6
a
b
c
d
7.
8.
9.
10.
p
v
k
11.
12.


Pt
Gk
Stk
Wgr
D
Pp
L'
A
M
L
Tn
6.
M
Mt
Nr'
Wgr'
Stk
Gk
M
Rp
C


1
Pt
Wgr
Stk
D
Pr
L
M
A
2
Pt.
Kr
Stk
Wgr
Mp
Pbl
Orp
Kz
D
M
L
A
3
Kp
Tr
Stk
Wgr
D
L
A
M
Tn
Gk
4
Pt
Wgr
L
Stk
D
M
Rp
5
Pt
Wgr
D
M
L
Stk
Rp
6
Tn
M
Mt
Wgr²
Wgr¹
Gk
Msnch
C

Die Entwickelung der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen.

Von

Dr. phil. et med. Richard Semon,

Privatdocent an der Universität, Assistent am anatomischen Institut in Jena.

Hierzu Tafel VI—XII.

Einleitung.

Diese Arbeit entstand während eines 10monatlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel (November 1885 bis Oktober 1886). Der Königlich preußischen Regierung, die mir für diese Zeit einen Arbeitstisch an der Station zur Verfügung gestellt hat, sage ich jetzt, wo die letzte der dort von mir unternommenen Arbeiten erscheint, meinen verbindlichsten Dank.

Zunächst war es mir nur darum zu thun, das von Metschnikoff entdeckte Larvennervensytem der Auricularia zu untersuchen, bald aber dehnte ich meine Beobachtungen auch auf die anderen Organsysteme aus, und indem ich mich bemühte, die Entwickelung des Tieres von den frühsten, mir zugänglichen Stadien bis zur völligen Ausbildung zu verfolgen, entstand der erste Teil dieser Arbeit. Fußend auf der vortrefflichen Grundlage, die J. Müller, Baur, Metschnikoff und Selenka geschaffen, gelang es mir, einen ziemlich genauen Einblick in Anlage und Ausbildung fast sämtlicher Organe und Gewebe zu erhalten. Ausnahme hiervon macht allein das Genitalsystem.

Um eine gute Anschauung auch von dem Habitus der Larven und Jugendformen zu geben, sind auf Taf. VI Habitusbilder auf schwarzem Grunde hergestellt worden. Sollte der Zweck erreicht sein, so ist dies in erster Linie der Kunst und dem eindringenden Verständnis des Herrn Lithographen A. Giltsch zu danken, der meine Originalzeichnungen auf schwarzen Grund übertragen und dabei nur zu ihrem Vorteil verändert hat.

Während meines Neapler Aufenthalts war ich für meine Arbeit vom Meere selbst wenig begünstigt. Der pelagische Auftrieb war fortdauernd arm an Echinodermenlarven, und besonders die älteren Stadien der Synapta waren außerordentlich selten [1]). Ich

---

1) Ich will hier einige Bemerkungen über das Vorkommen der pelagischen Larven der Echinodermen und das Verhältnis zur Geschlechtsreife des entwickelten Tiers einflechten. Auricularien fanden sich im Auftrieb während meines Neapler Aufenthalts im November bis Februar; im März wurden sie selten und verschwanden im April; dann fanden sich wieder einige wenige im Juli. Anfang August war das Meer ruhig und der Auftrieb an anderen Tieren nicht gerade arm; dennoch fand ich keine Echinodermenlarve. Endlich tauchten dieselben wieder im Oktober auf. Es ließe sich nun vielleicht annehmen, daß die Synapten jährlich 2 oder 3 Perioden der Eireife besitzen oder aber, daß einige Individuen im Winter, andere im Juli, wieder andere im Herbst geschlechtsreif werden. Man hat indessen, ehe man sich über diese Verhältnisse irgend welchen Schluß erlauben darf, andere für diesen Punkt wichtige Faktoren in Rechnung zu ziehen, nämlich: erstens die Strömungen, die uns die Tiere zuführen, und zwar horizontale und vertikale, und zweitens die Temperatur und die sonstige Beschaffenheit der Meeresoberfläche, die die Tiere zu gewissen Zeiten dazu zu bringen scheint, sich in größere Tiefen zurückzuziehen. Daß letztere Faktoren für das Auftreten der pelagischen Tiere eine höchst wichtige Rolle spielen, dafür spricht der Umstand, daß die Perioden des Auftretens und Verschwindens einer Larvengattung fast immer zusammenfallen mit dem gleichen Verhalten anderer, oft wenig verwandter Larven. Sind viele Auricularien im Auftrieb, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sich viele Pluteus und hin und wieder auch Bipinnarien finden werden. Werden die einen selten und verschwinden ganz, so gilt dies fast stets auch für die anderen Klassen, und tritt nach langem Fehlen aller Echinodermen im Auftrieb — wobei letzterer deshalb durchaus noch nicht überhaupt arm an pelagischen Tieren zu werden braucht — plötzlich wieder beispielsweise Pluteus paradoxus auf, so kann man sicher darauf rechnen, auch andere Plutei oder Auricularien etc. zu finden. Ich glaube fast, daß sich Auricularien das ganze Jahr hindurch vorfinden, daß sie aber im Hochsommer in größerer Tiefe und deshalb weiter entfernt von der Küste leben und nur durch besonderen Zufall einmal während gewisser Perioden in unsere Hände gelangen. Wie gesagt, traten in Neapel im Juli 1886 während einer Woche sporadisch Auricularien auf, zusammen mit Pluteus paradoxus und wenigen Echinidenplutei. Als bald darauf wieder alle Echinodermenlarven aus dem Auftrieb verschwanden, ohne daß dieser Umstand durch stürmisches Meer, nördliche Winde (die die pelagischen Tiere aus dem Golf von Neapel heraustreiben) oder auch durch das Verschwinden der anderen pelagischen Tiere aus dem Auftrieb erklärbar war,

habe das spärliche Material von älteren Stadien, was in meine Hände gelangt ist, möglichst allseitig auszunützen versucht. Natürlich bilde ich mir nicht ein, nun auch in allen Punkten das Richtige getroffen zu haben; hoffentlich ist es mir aber geglückt, alle Hauptpunkte klar und richtig darzustellen.

Echinodermenlarven, besonders die späteren Stadien, müssen lebend, auf Totalpräparaten und auf Schnitten untersucht werden. Keine dieser drei Untersuchungsmethoden ist entbehrlich. Um Serienschnitte zu machen, muß man die Tiere in Paraffin einschließen, und dabei gehen viele der kleinen Objekte verloren. Dieser Umstand ist außerordentlich störend in Anbetracht der Seltenheit und Kostbarkeit gewisser Entwicklungsstadien.

Durch Herrn Professor Oscar Hertwig lernte ich ein einfaches Mittel kennen, um diesem Übelstande zu begegnen — leider erst nach meiner Abreise von Neapel. Es besteht darin, die Eier oder Larven nach voraufgegangener Fixierung und Färbung auf ein Stück Leber oder Eiweiß aufzukleben (ich bediene mich zum Aufkleben des Mayer'schen Eiweiß-Glyceringemisches) und dann mit diesem Stück zusammen einzubetten und zu schneiden. Man verliert nämlich die meisten Objekte im ätherischen Öl oder im Paraffin, und dieser Verlust unterbleibt, wenn man ein größeres Objekt, das sich direkt mit der Pincette anfassen läßt, in die verschiedenen Flüssigkeiten überzuführen hat. Auch wird die Orientierung vor dem Schneiden erleichtert.

Über die sonstige Methodik habe ich nichts zu sagen. Die Echinodermenlarven sind prachtvolle Objekte sowohl für Beobachtung am Lebenden als auch für jede Art von Färbung und Imprägnierung mit Metallsalzen. Auch das Einschließen in Paraffin und Anfertigen von beliebig dünnen Serienschnitten gelingt leicht ohne Schrumpfung der Teile und ohne Veränderung oder Zerreißung der Gewebe, wenn man die allbekannten Vorsichtsmaßregeln (sorgfältige Fixierung, Färbung mit stark alkoholischen

---

begann ich mit dem Müller'schen Netz in Tiefen von 10, 20—30 und 50 Meter zu fischen. Der Erfolg war ein durchaus negativer. Es wird Sache sorgfältigen Studiums und lange fortgesetzter Beobachtung sein, diese dunkeln, aber interessanten Verhältnisse aufzuklären. Bis wir nicht alle Faktoren kennen, die das Auftreten und Verschwinden pelagischer Tiere beeinflussen, ist es unstatthaft, aus eben jenem Auftreten auf den einzelnen Faktor der Geschlechtsreife Rückschlüsse zu ziehen.

Lösungen, allmähliche Überführung von einem Medium in das andere etc.) anwendet.

In dem zweiten Teile der Arbeit, der von der Phylogenie der Echinodermen handelt, gebe ich diejenigen Ideen und Anschauungen wieder, die mir bei genauer Untersuchung der Holothurienentwickelung aufstiegen, die ich sofort durch Vergleichung mit der Entwickelung der anderen Echinodermenklassen zu erweitern und befestigen suchte und die ich später noch an der Hand der vergleichenden Anatomie nachgeprüft habe.

Meine Auffassung der Entstehung der radiären Gliederung der Echinodermen, der Homologieen zwischen den verschiedenen Klassen und der genealogischen Verknüpfung letzterer weicht in vielen Punkten von den bisher vertretenen Anschauungen diametral ab. Nur Götte hat in seiner vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Comatula (4) einige, bisher wenig beachtete Gedanken über die Bedeutung der Primärtentakel bei der Bildung der Arme und über die Orientierung der Larven bei der Vergleichung ausgesprochen, mit denen ich ganz übereinstimme, und auf die ich auf anderem Wege und unabhängig von ihm selbst gekommen bin. Natürlich gehört ihm die volle Priorität. In anderen wichtigen Punkten muß ich auch von ihm durchaus abweichen, so in der vergleichend-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Würdigung des Wassergefäßsystems, dem er es abspricht, die führende Stellung beim Eintritt der radiären Gliederung einzunehmen. Ganz unverständlich ist es mir, daß er schließlich die Crinoiden im weiteren Sinne als die Stammgruppe oder die der Stammgruppe am nächsten stehende Klasse auffassen will. Die Crinoiden sehe ich als die am stärksten umgebildete, von der Stammform am weitesten entfernte Echinodermenklasse an. Von ihnen die anderen Klassen ableiten zu wollen, heißt in genau denselben Fehler verfallen, den man früher beging, indem man die Asteriden oder die Holothurien an die Wurzel des Stammbaums stellte.

Ich habe mich bemüht, in dem allgemeinen Teile in gleichmäßiger Weise die vergleichende Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie zu berücksichtigen, und habe auch die Paläontologie in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen.

Wenn die vergleichende Entwickelungsgeschichte den Löwenanteil davon getragen hat, so liegt dies nicht daran, daß ich die Bedeutung dieses Zweiges morphologischer Forschung für die Lösung genealogischer Probleme überschätze, sondern allein daran,

daß die Ontogenie in unserem speziellen Falle in vielen Beziehungen die einzige Führerin ist, welche uns wenigstens einige Fingerzeige dafür giebt, wie wir bei der Vergleichung vorzugehen, was wir voranzustellen, was für mehr nebensächlich zu erklären haben. Ich weiß wohl, daß andere Tierklassen und Ordnungen eine andere Behandlungsweise gestatten und erfordern, aber auch in diesen Fragen muss man individualisieren und die Methode dem Gegenstand anpassen. Jedenfalls scheint mir meine Auffassungsweise mit keiner vergleichend-anatomischen Thatsache in Widerspruch zu stehen und eine ganze Anzahl bisher unverständlicher Punkte in befriedigender Weise zu erklären.

ERSTER ABSCHNITT.

Die Ontogenie der Synapta digitata.

1. Die ersten Entwickelungsstadien.

Furchung.

Über die ersten Entwickelungsstadien von der Furchung bis zur Ausbildung der sogenannten Auricularialarve habe ich keine eigenen Beobachtungen anstellen können, da diese Stadien während meines Aufenthalts in Neapel im Auftriebe nicht vorkamen, und sich auch zu künstlicher Befruchtung keine Gelegenheit bot [1]).

Glücklicherweise haben wir aber durch die ausgezeichneten Untersuchungen Selenka's (30) über die ersten Entwickelungsvorgänge, besonders über die Furchung genügende Aufschlüsse erhalten, und nur die Frage nach der Anlage des Mesenchyms ist noch nicht als sicher entschieden anzusehen. Der Vollständigkeit halber will ich auch diese Vorgänge kurz berichten und verweise im übrigen auf die ausführliche Arbeit Selenka's.

---

1) Man brachte mir zwar wiederholt Exemplare von Synapta digitata, deren Eischläuche strotzend mit großen, der Reife nahen Eiern gefüllt waren. Immer aber war noch das Keimbläschen groß und deutlich sichtbar, und selbst in einem Falle, wo eine Synapta digitata reifes, bewegungsfähiges Sperma besaß, fand sich kein einziges befruchtungsfähiges Ei. Diese Erfahrung mußte ich die ganze Zeit über machen, ob sich nun Auricularien im Auftrieb vorfanden oder nicht. Ich nehme an, daß diese Erscheinung, die auch schon Selenka (30) aufgefallen ist, damit zu erklären ist, daß die Eier der einzelnen Tiere nicht gleichzeitig, sondern successive zur Reife kommen und die jedesmal reifen sofort befruchtet werden und ins Freie gelangen.

Das Ei der Synapta digitata gehört wie dasjenige fast aller Echinodermen zu den alecithalen, das heißt den Eiern, in welchen das Dentoplasma gleichmäßig im Protoplasma verteilt ist. Die künstliche Befruchtung ist bisher erst einmal ausgeführt worden, und zwar ebenfalls durch SELENKA, der das Eindringen des Spermatozoons in den Dotter unter dem Mikroskope beobachtet hat.

Nach vollzogener Befruchtung hebt sich die Eihaut vom Ei ab und die Furchung beginnt. Die Furchung ist eine äquale, und zwar zeigen die Eier „eine Regularität der Furchung, wie sie bisher bei keinem tierischen Eie bekannt geworden." 9mal hintereinander halbieren sich sämtliche Zellen, so daß nacheinander 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 und 512 Zellen gefunden werden. Dann pausiert die Weiterentwickelung, und die Gastrulation tritt ein. SELENKA definiert diesen Typus der äqualen Furchung, den er „reguläre Furchung" nennt, und der bisher allein bei Synapta beobachtet worden ist, folgendermaßen: „Die (durch den Eipol gehende) Eiaxe wird zur Längsaxe der Gastrula. Die Furchungsebenen schneiden mit Ausnahme der beiden ersten, senkrecht zu einander stehenden vertikalen, abwechselnd in horizontaler und vertikaler Richtung ein. Jede Furchungsphase bewirkt gleichzeitige Halbierung aller Furchungszellen, welche daher bis zum Ablauf der Furchung während jeder Teilungsphase untereinander nahezu gleich groß sind, und deren Zahl ein Multiplum von 2 ist. Die ersten beiden Blastomeren kennzeichnen die rechte und linke Hälfte des zukünftigen Embryos."

Gastrulation.

Ist die Furchung beendigt, was bei Synapta, wie erwähnt, nach Ablauf der 9. Teilungsphase der Fall ist, so besteht die Blastula aus einem Kugelmantel von überall gleicher Dicke; 512 genau gleich große Zellen setzen ihn zusammen. Das Innere der Furchungshöhle wird von dem sogen. Gallertkern eingenommen. Beginnt nun die Gastrulation damit, daß an einem der beiden, bisher vollkommen gleich gestalteten Pole eine rasche Zellvermehrung durch Teilung anhebt, und dieser Teil sich in die Furchungshöhle invaginiert, so entwickeln gleichzeitig sämtliche Zellen auf ihrer Außenseite Wimpern, die Gastrula beginnt innerhalb der Eihaut zu rotieren, sprengt bald darauf die Hülle und wird zur frei schwärmenden Larve.

Der eingestülpte Urdarm wächst indessen weiter gegen das Innere hinein, wobei er sich frühzeitig nach einer Seite

zu neigen beginnt, die später zur Dorsalseite der Larve wird. Erst wenn der Urdarm etwa die Mitte der Furchungshöhle erreicht hat und eine starke dorsale Neigung zeigt, erfolgt die Anlage des Mesenchyms.

Mesenchymbildung.

Es ist bemerkenswert, daß bei den Echiniden und Ophiuriden, bei welchen diese Verhältnisse untersucht sind, die Mesenchymbildung der Einstülpung des Urdarms vorhergeht, bei den Holothurien (Synapta) aber derselben folgt. Es ist schwer zu entscheiden, welche Aufeinanderfolge wir als die typische, weniger modifizierte anzusehen haben. Bis dahin verliefen die Vorgänge bei Synapta in hervorragend typischer, regulärer Weise. Ich sehe daher durchaus keinen Grund, nun die bei Synapta beobachtete Reihenfolge für die modifizierte, die der anderen Echinodermen für die palingenetische zu halten. Uns fehlt eben jedes Kriterium, um in dieser Frage ein entscheidendes Urteil fällen zu können.

Die Mesenchymbildung selbst soll nach Selenka so vor sich gehen, daß an der Spitze des Urdarms zwei Zellen hervortreten, die sich in einigen Stunden vom Urdarme ablösen und sich an beliebige Stellen der Ektodermwand anlegen. Selenka schließt aus diesen Beobachtungen, daß die betreffenden Zellen die „Urzellen des Mesenchyms“ seien. Dieselben scheinen aber erst mehrere Stunden später durch Weitervermehrung das Mesenchym zu bilden. Allerdings beobachtete Selenka nicht selten Larven, bei welchen das freie Ende des Urdarms wie mit sternförmigen Zellen besetzt erschien. Er hält solche Bildungen aber für pathologisch, eine, wie mir scheint, etwas willkürliche Annahme.

Bekanntlich führen Hatschek (8 u. 9) und Selenka (29, 30, 31) die Mesenchymzellen bei den Echinodermen auf zwei symmetrisch gelegene „Urzellen des Mesenchyms“ zurück, die mit den „Urzellen des Mesoblasts“ bei Würmern, Mollusken, Arthropoden u. s. w. zu vergleichen, denselben sogar vielleicht homolog zu setzen wären. Unzweifelhaft sind die diesbezüglichen Beobachtungen Selekna's für Ophiuriden und für Echiniden viel beweisender als für Holothurien (Synapta). Aber auch bei ersteren darf man wohl angesichts des so entschiedenen Widerspruchs von Metschnikoff (17 u. 18) die Frage noch nicht als definitiv entschieden ansehen.

Ich selbst habe eine Anzahl von Echinidengastrulae auf den betreffenden Stadien untersucht und Bilder erhalten, die recht gut

mit den Figuren von SELENKA übereinstimmen. Doch habe ich nur Totalpräparate gemacht, und möchte auf solche hin nicht mit apodiktischer Gewißheit behaupten, daß es regelmäßig nur zwei Zellen sind, von denen die Mesenchymbildung ausgeht. Diese Frage dürfte sich aber sicher entscheiden lassen, wenn man eine Anzahl von Larven in Schnittserien zerlegt.

Rückenporus, Hydroenterocölanlage[1]) und Larvenmund.

SELENKA hat ferner beobachtet, wie nach Abschnürung der Mesenchymzellen der Darm, dessen freies Ende sich schon früh gegen die Rückenfläche geneigt hatte, mit dem Ektoderm derselben in Kontakt tritt und sich im Rückenporus nach außen öffnet. „Unter Vermehrung seiner Zellen biegt er sich hierauf knieförmig ein und wendet sich, unter gleichzeitigem Längenwachstum in entgegengesetzter Richtung gegen die Bauchseite hin. Noch ehe er diese erreicht, wird die Kommunikation zwischen beiden Abschnitten des Urdarms nahe der Umbiegungsstelle unterbrochen und damit eine Scheidung des Urdarms in Darm und Vasocölomsack eingeleitet. Gleichzeitig erweitert sich das Vorderende des Darms ein wenig zu einem Kolben, welcher zum Vorderdarm der Larve wird.“

„Nach diesen Vorgängen erst gelangt der Vorderdarm in Kontakt mit dem Ektoderm, welches sich an der Berührungsstelle deutlich napfartig einbuchtet, bald in offene Verbindung mit dem Darme tritt und den Mund der Auricularia, den Larvenmund, bildet. Sowohl der Larvenmund wie der Vasocölomsack bilden ein einschichtiges Rohr, dessen Zellen Geißeln tragen.“

„Nachdem der Larvenmund entstanden ist, lockert sich die Verbindung des Vasocölomsacks mit dem Vorderarme mehr und mehr, bis endlich die vollständige Trennung erfolgt. Anfangs scheinen sämtliche Zellen des Vasocölomsacks Geißeln zu besitzen, nach dessen Loslösung vom Larvendarm bemerkte ich feine Wimperhärchen nur in der Nähe des Porus.“

Nach Ablauf dieser Vorgänge, die, wie erwähnt, allein von SELENKA beobachtet und in sehr anschaulicher Weise von ihm auf Taf. IX und Taf. X, Fig. 62—87 der citierten Arbeit (30) abge-

---

1) Nach dem Vorschlage LUDWIG's werde ich in folgendem die Anlage der Leibeshöhle Enterocöl, des Wassergefäßsystems Hydrocöl, beide vereinigt Hydro-Enterocöl nennen.

bildet sind, beginnt die Bildung der Wimperschnüre, das heißt, während bis dahin die ganze Oberfläche der Larve mit geißeltragenden Zellen bedeckt war, wirft nun ein Teil dieser Zellen die Geißeln ab und plattet sich ab. An anderen Stellen tritt eine Vermehrung der Geißelzellen ein, so daß diese Stellen wulstförmig über das Niveau der Oberfläche vorspringen.

Diese Wimperwulste oder Wimperschnüre haben eine ganz bestimmte Anordnung, die die Larve vor den Larven anderer Echinodermenklassen auszeichnet. Sie wird nun als Auricularia bezeichnet. Mit der Ausbildung der Wimperschnüre tritt die bilaterale Symmetrie deutlich hervor.

2. Die Auricularia.

Anordnung der Wimperschnüre. Körperform.

Die Wimperschnüre sind, wie schon erwähnt, lokale Ektodermverdickungen. Gleichzeitig verlieren die übrigen Ektodermzellen ihre Geißeln und platten sich ab. Durch die Ausbildung der Wimperschnüre wird die bis dahin nahezu eiförmige Körperform der Larve stark modifiziert.

In Figur 2 a—c, Tafel IX, habe ich mit Benutzung der J. Müller'schen Abbildungen das Schema des Wimperschnurverlaufs dargestellt. Durch Vergleichung mit Taf. VI wird man sich daraus leicht die Entwickelung der Biegungen und Verschlingungen der Wimperschnur bis zur typischen Auriculariaform klar machen können.

Der Urdarm hat zunächst ein bläschenförmiges Gebilde abgeschnürt, das wir, wie berichtet, nach außen münden sahen; die dadurch bezeichnete Seite wird als Dorsalseite der Larve bezeichnet. Darauf hat der Darm sich in die entgegengesetzte gewandt und sich mit einer entgegenwachsenden Ektodermeinstülpung in Verbindung gesetzt. Hierdurch ist die Ventralseite der Larve gekennzeichnet. In sie wird allmählich der ursprünglich polständige After (Gastrulamund) hineingezogen. Wir sehen nun, wie aus der ursprünglich wenig gewundenen Wimperschnur sich die sogenannte „longitudinale“ Wimperschnur der Auricularia herausbildet. Dieselbe verläuft longitudinal auf der Dorsalseite, wendet sich dann an den Polen auf die Ventralseite und hat, über und unter dem Munde herlaufend, an diesen Stellen queren Verlauf. Auf diese Weise entstehen auf der Ventralseite 3 Felder, die wir als vorderes, mittleres (oder Mund-) und hinteres (oder

After-) Feld bezeichnen wollen (Taf. IX, Fig. 2a, *Vf, Mf, Hf.* Das mittlere Feld ist gegen das vordere und hintere trichterartig eingezogen. Später wölbt sich das Vorderfeld mitsamt seiner Wimperschnur noch über das Mundfeld, so daß die Mundöffnung hierdurch überdacht wird (Taf. IX, Fig. 2c).

Letzterem Umstande ist es wohl zuzuschreiben, daß eine zweite von der longitudinalen unabhängige und mit derselben nicht zusammenhängende Wimperschnur bisher unbeachtet geblieben ist. Dieselbe umgiebt zunächst den Mund in engerem Kreis als die longitudinale, später kommt sie mit ihm unter das vordere ventrale Feld zu liegen und läßt dann eine ansehnliche Schlinge in den Vorderdarm hineinhängen (Taf. VIII, Fig. 4, und Taf. IX, Fig. 2 a—c). Sie ist es, die dem Mund aller Echinodermenlarven ein so eigentümliches Aussehen verleiht und Müller zu dem Vergleich desselben mit einer Hasenscharte veranlaßte. Von einem hasenschartenähnlichen Ausschnitt ist aber keine Rede. Die Täuschung wird durch die Wimperschnurschlinge hervorgebracht. Diese zweite, adorale Wimperschnur findet sich bei allen Echinodermenlarven.

Bekanntlich unterscheiden sich die Asteridenlarven von den Larven der anderen Klassen dadurch, daß sie zwei, nicht eine Wimperschnur besitzen. Diese recht befremdliche Thatsache findet eine einfache Erklärung dadurch, daß die zweite Wimperschnur der Asteriden — dieselbe umgiebt ein Gebiet, welches dem vorderen Ventralfeld der Auricularia entspricht — von der bisher übersehenen adoralen Wimperschnur ihren Ausgang nimmt und dauernd mit ihr im Zusammenhang bleibt (Taf. VIII, Fig. 5 u. 6). Fig. 4, Taf. VIII zeigt die entsprechenden Verhältnisse bei einer Auricularia, und sieht man, daß bei letzterer die adorale Wimperschlinge ohne jeden Zusammenhang mit der Wimperschnur des vorderen Ventralfeldes ist.

Hieraus ergeben sich folgende, allgemein wichtige Sätze: Alle bilateralen Echinodermenlarven besitzen zwei getrennte Wimperschnüre, eine adorale und eine postorale. Die adorale Wimperschnur läßt bei sämtlichen Larven eine Schlinge in den Vorderarm hineinhängen. Bei den Asteridenlarven (Bipinnarien, Brachiolarien) liefert sie auch den Wimpersaum, der das vordere Ventralfeld (Taf. IX, Fig. 3 *Vf*) umzieht. Bei den übrigen Larven (Ophiuriden- und Echinidenpluteus, Auricularia) wird der Saum für das vordere Ventralfeld (Taf. IX, Fig. 2 *Vf*) von der postoralen, nicht der adoralen Wimperschnur gebildet. Da aber bei allen Larvenformen zwei Wimperschnüre

vorhanden sind, besteht kein prinzipieller Unterschied in der Anordnung der Wimperschnüre zwischen den Asteridenlarven und den Larven der anderen Klassen. Die Differenz bezüglich der Umsäumung des vorderen Ventralfeldes bei Auricularia und Bipinnaria ist eine untergeordnete, keine prinzipielle.

Auf Tafel IX habe ich eine nach diesen Befunden veränderte Darstellung des J. Müller'schen Schemas gegeben. Ich habe, um Raum zu sparen, nur eine Korrektur des Auricularia- und des Bipinnariatypus gegeben. Die Pluteuslarven schließen sich im Punkte der dorsalen Wimperschlinge unmittelbar an Auricularia an, und kann der Leser danach leicht selbst das Müller'sche Schema ergänzen. Ich will hier gleich darauf hinweisen, daß durch die eben besprochenen Thatsachen die Übereinstimmung im Bau der bilateralen Larven der Echinodermen auch bezüglich der Anordnung ihrer Wimperschnüre von neuem klar zu Tage tritt. Ohne Zweifel sind ja manche Ähnlichkeiten, zum Beispiel die äußere Formähnlichkeit der Bipinnarien und Auricularien einerseits, der Echiniden und Ophiuridenpluteus andererseits, rein äußerliche, sozusagen zufällige. Die Pluteusarme in den beiden Klassen entsprechen einander keineswegs, sondern bilden sich aus topographisch ganz verschiedenen Teilen, worauf schon Müller hingewiesen hat. Ebenso hat das ventrale Vorderfeld bei Bipinnaria einen ganz anderen Ursprung als die äußerlich so ähnliche Bildung bei Auricularia. Der Umstand aber, daß viele Ahnlichkeiten der bilateralen Echinodermenlarven nur scheinbar sind, giebt uns noch keineswegs die Berechtigung, nun alle Übereinstimmungen für rein äußerliche, durch analoge Lebensweise erworbene zu erklären und die durchgreifende Konformität des Gesamtbaues, welche in allen Hauptpunkten zu Tage tritt, gering anzuschlagen.

Während der Ausbildung und Entwickelung der Wimperschnüre hat sich die früher ovale Larve in ihrem dorsoventralen Durchmesser verkürzt; sie hat nunmehr die Form einer flachen, rechteckigen Schachtel. Dorsal- und Ventralfläche würden dem Boden und der Decke der Schachtel entsprechen. Die langen, lateralen Wände der Schachtel sind ausgehöhlt, die vordere Wand dagegen ist in eine pyramidenähnliche Spitze ausgezogen. Die Kanten der Schachtel werden im großen und ganzen von den Wimperschnüren gebildet, die gegen das Niveau des Körpers wulstförmig vorspringen. Über die eben beschriebenen Verhältnisse geben Fig. 1—4 auf Taf. VI und der Querschnitt einer Larve (Fig 1, Taf. X) Auskunft.

In den lateralen Seitenflächen bemerkt man nun noch rechts und links eigentümliche wimperschnurähnliche Gebilde (Taf. VII Fig. 1—4 *nst*). Dieselben bilden einen gestreckten, gegen die Ventralfläche offenen Winkel. Von der Spitze des Winkels strahlen faserähnliche Gebilde gegen den Teil der dorsalen Wimperschnur, die J. Müller als „Aurikel" bezeichnet. Von den beiden Enden des ganzen Gebildes strahlen ebenfalls faserähnliche Bildungen gegen die ventral gelegenen Teile der Wimperschnur aus, und zwar auf die Gegenden zu, wo die Wimperschnur vor und hinter dem Mund quer umbiegt. Da die lateralen Seitenflächen, in welchen diese Gebilde liegen, stark nach innen gewölbt und ausgehöhlt sind, kann es auf Totalansichten der Larve zu dem Anschein kommen, als ob die erwähnten Gebilde bogenförmig verliefen oder sich an ihren Enden einkrümmten (Taf. VI, Fig. 2, 3). Das ist aber Täuschung; ihr Verlauf ist ein nahezu gerader. Auf die Bedeutung der oben beschriebenen nach Lage und Aussehen offenbar den Wimperschnüren beizuzählenden Bildungen — nur sind sie erheblich dünner als jene — gehe ich unten ausführlicher ein. Hervorzuheben ist nur, daß sie jedenfalls keine Teile der longitudinalen Wimperschnur sind, welche bekanntlich in sich selbst zurückläuft, sondern daß sie nur durch feine Fäden mit jenen im Zusammenhang zu stehen scheinen. Ihre Entwickelung erfolgt gleichzeitig mit der der Wimperschnur, und findet man sie bei den jüngsten Larven des Auriculariastadiums schon voll entwickelt (Taf. VI, Fig. 1).

J. Müller hat diese beiden Streifen der Lateralseiten gesehen (20 p. 8, Taf. I, Fig. 1 und 8). Er deutete sie aber fälschlicherweise als „Linien oder Leisten, welche das Feld der Querfurche, wo der Mund liegt, bestimmter begrenzen." Bei Selenka (30) sind (Taf. X, Fig. 89) die beiden Streifen richtig in ihrer Lage gezeichnet, und zwar als Abschnitte der Wimperschnur; im Text finden sie sich aber nicht erwähnt. Erst Metschnikoff (18) hat ihnen, wie wir gleich sehen werden, eingehendere Aufmerksamkeit geschenkt.

Histologie der Wimperschnüre und der Haut. Nervensystem.

Wie wir sahen, hatten sich die geißeltragenden Ektodermzellen an gewissen Stellen vermehrt und damit zur Bildung der Wimperschnüre Veranlassung gegeben. An anderen Stellen hatten sie dagegen die Wimpern verloren und sich abgeplattet. Damit

ist der histologische Grundtypus sowohl der Wimperschnüre als auch des übrigen Epidermisüberzugs gegeben. Ein Querschnitt durch eine Wimperschnur (Taf. XI, Fig. 2) zeigt uns die rundlichen, kurze Wimpen tragenden Ektodermzellen. Auf Fig. 2a ist eine dieser Zellen isoliert dargestellt. Fig. 7, Taf. XI zeigt die hochgradig abgeplatteten Zellen der Haut, von welcher die Larve an den von Wimperschnüren freien Teilen bekleidet wird. Am schönsten werden die Zellgrenzen durch Goldbehandlung sichtbar gemacht. Kerne sind nicht mehr wahrnehmbar. Dagegen sieht man unter diesen platten Zellen deutliche, stark abgeplattete Kerne, die aber in ganz evidenter Weise nicht zu den durch sie Goldlinien bezeichneten Zellgrenzen passen. Jene platten Kerne nimmt man auch auf Schnitten wahr. Dort sieht man, daß die platten Zellen angehören, welche die Wimperschnüre scheidenartig umhüllen (Taf. X, Fig. 1 *Mhw*) und welche in der That auch um den ganzen Körper eine einschichtige Hülle bilden (Taf. X, Fig. 1 *Mhk*). Anfangs bereitete mir die Erklärung dieser Verhältnisse große Schwierigkeiten, denn ich sah immer jene platten Zellen für die abgeplatteten Ektodermzellen an. Endlich aber erkannte ich, daß letztere auf Schnitten überhaupt nur als eine lineare Kontur zur Anschauung kommen und keine Kerne mehr wahrnehmen lassen. Jene Zellen sind abgeplattete Mesenchymzellen die unter dem Epidermisüberzug eine einfache, nicht vollkommen kontinuierliche Schicht bilden, Wimperschnüre und die Wimperstreifen der Lateralflächen als halbrinnenartige Scheiden umgeben und auch um Magen und Enddarm eine Hülle bilden. Am Vorderdarm fehlen sie in dieser Form.

Diese Zellen sind selbst stark abgeplattet und unterscheiden sich deshalb bedeutend von den übrigen Mesenchymzellen, die man in der Gallerte und an den Körperwandungen ansitzen sieht (Taf. X, Fig. 1 *msnch*). Ihr Kern ist zu einer runden, flachen Scheibe geworden; deshalb hat er auf Schnitten meist ein langgestrecktes, spindelförmiges Aussehen.

Man kann sich vorstellen, daß schon die Larve eine äußerst dünne Epidermis und eine einschichtige Cutis besitzt. Die erstere leitet sich von den ehedem Wimpern tragenden Ektodermzellen, die Cutis dagegen von Mesenchymzellen ab.

Wie schon erwähnt, formen die abgeplatteten Mesenchymzellen um die Wimperschnüre und die „Lateralstreifen" halbrinnenförmige Hüllen. Halbrinne ist kein ganz korrekter Ausdruck, denn wie man sieht, bleibt wenig mehr als ein Viertel des Umfangs der

Wimperschnur in offener Kommunikation mit dem äußeren Medium (vergl. Fig. 2, Taf. XI). Dies ist sehr auffallend, denn da die Zellen der Wimperschnüre (bei Auricularien vor der Metamorphose wenigstens) äußerst feine und kurze Wimpern tragen, ist es klar, daß nur ein beschränkter Teil der Zellen der Wimperschnur (von den 20—30 Zellen des Querschnitts durchschnittlich 6—9) als lokomotorische Wimperzellen funktionieren können.

Ehe wir aber auf diese Frage näher eingehen, müssen wir zunächst noch die Zusammensetzung der beiden Streifen, die wir in den Lateralflächen liegen sahen, ins Auge fassen. Auf Taf. XI, Fig. 1 lst ein Teil eines solchen Streifen auf dem (optischen) Längsschnitt dargestellt, in Fig. 3 und 4 auf dem Querschnitt. Auf Taf. X, Fig. 1 *nstr* sehen wir, daß die Streifen ihrer Lage nach sich wie Wimperschnüre verhalten, nur sind sie mehr in Einsenkungen der Oberfläche hineingezogen, während die echten Wimperschnüre im Gegenteil auf Hervorwulstungen zu liegen kommen. Das Gebilde ist auch hier wieder von der rinnenförmigen Scheide der Mesenchymzellen umgeben, darauf folgen Zellen, die sich in nichts von den Zellen der Wimperschnüre unterscheiden. Meist sind sie dem Längsverlauf des Streifens entsprechend in zwei parallelen Zügen angeordnet, doch ist dies nicht ganz konstant, manchmal besitzt der Querschnitt nicht zwei, sondern 3 und mehr Zellen (Taf. XI, Fig. 4). Sämtliche Zellen sind einander vollkommen gleich, sie sind nahezu kugelförmig, tragen auf der nach außen gewandten Fläche Wimpern, auf der entgegengesetzten Fläche, die ich ihre Basis nennen will, besitzen sie keine scharfe Kontur, und dort befindet sich ein dünnes Lager äußerst feiner Fäserchen. Die Fasern folgen der Längsrichtung der Streifen, sind also auf Querschnitten als feine Pünktchen sichtbar. Trotzdem ich optische Längsschnitte und wirkliche Querschnitte wiederholt mit den stärksten Systemen untersucht habe, bin ich nicht imstande gewesen, etwas über den Zusammenhang der Fasern und der auf ihnen liegenden Zellen zu ermitteln. Ein solcher ist ohne Zweifel vorhanden, doch müssen die Ausläufer der Wimperzellen, durch die sie mit den Fasern in Zusammenhang stehen, zu fein oder zu hinfällig sein, um mit unseren jetzigen Methoden zur Wahrnehmung gebracht werden zu können.

An den drei Stellen, wo, wie oben (S. 187) erwähnt, die Streifen faserähnliche Bildungen zu den betreffenden Abschnitten der Wimperschnur senden, nimmt man bei stärkeren Vergrößerungen wahr, daß sich in der That die mesenchymatöse Hülle und die Längs-

fasern bis zur Wimperschnur hin fortsetzen, die wimpernden Deckzellen aber verschwunden sind (Taf. XI, Fig. 1). Dann macht bei schwacher Vergrößerung das Gebilde den Eindruck einer Faser; die wirklichen Längsfasern im Inneren nimmt man aber erst bei den stärksten Vergrößerungen wahr.

Metschnikoff war der erste, welcher auf die eben beschriebenen Gebilde aufmerksam wurde und sie eingehend untersucht hat (18). Er fand die wimpernden Deckzellen und die Längsfasern; die halbrinnenförmigen Mesenchymhüllen sind ihm entgangen. Dafür spricht er aber außer von den Wimperzellen auch noch von besonderen „Ganglienzellen", die den Längsfasern an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs anliegen sollen. Er deutet nämlich die beiden Streifen als zwei symmetrische Nervenstreifen, die das Zentralnervensystem der Larve ausmachen sollen. Obwohl ich mich letzterer Deutung durchaus anschließe, muß ich ebenso entschieden das Vorkommen besonderer, von den deckenden Wimperzellen differenter Ganglienzellen bestreiten. Ich habe speziell auf diesen Punkt viel Mühe verwandt und kann nur sagen, daß, wenn einmal auf einem Querschnitt nicht zwei, sondern drei und mehr Zellen zu sehen sind, alle einander vollkommen gleichen, mit der Ausnahme, daß einmal eine mehr in der Tiefe liegt und keine Wimpern mehr trägt. Daraufhin ist man aber meiner Ansicht nach nicht berechtigt, diese Zelle ohne weiteres als Ganglienzelle zu deuten, die anderen aber nicht, um so weniger als bei ihr die Verbindungen mit den Fasern durchaus nicht deutlicher sind als diejenigen der wimpertragenden Zellen. Da nun ferner das Nervenband häufig auf weite Strecken hin nur Wimperzellen führt, halte ich es für das einzig Richtige, in ihnen selbst die Nerven- oder Ganglienzellen zu sehen.

Daß wir die beiden Streifen mit Metschnikoff als ein Nervensystem der Larve deuten müssen, unterliegt wohl keinem Zweifel. Das wird nicht allein durch den ganzen Bau des Organs wahrscheinlich gemacht, sondern auch ganz sicher dadurch bewiesen, daß es später in das bleibende Nervensystem der Synapta, den sogenannten Nervenring, übergeht.

Wie wir sahen, entsendet jeder der beiden Streifen an drei Stellen Fasern zu Abschnitten der Wimperschnur. Über das weitere Schicksal dieser Fasern habe ich nichts ermitteln können. Nur fand ich auf Macerationspräparaten der Wimperschnüre von Auricularien und Echinidenpluteus äußerst dünne Fasern, denen Zellen der Wimperschnüre anlagen, und die mit letzteren in einem

gewissen Zusammenhang zu stehen schienen. Doch bin ich über die Natur dieses Zusammenhangs nicht zu völliger Klarheit gekommen. Es scheint mir aber ganz unzweifelhaft, daß die Nervenfasern der Streifen in die Wimperschnüre eintreten und dort Verbindungen mit den Zellen eingehen.

Ich betone dies, weil ich in den Wimperschnüren den Ausgangspunkt des gesamten Larvennervensystems erblicke. Die beiden Nervenstreifen finden sich nur bei den Auricularien und den Pluteuslarven der Ophiuriden. Bei Echinidenpluteus und den Seesternlarven (Bipinnarien, Brachiolarien) kommen homologe Bildungen nicht vor. Hier befindet sich nun meiner Ansicht nach der gesamte Zentralnervenapparat in den Wimperschnüren, und die Nervenstreifen der Synapten- und Ophiuridenlarve bezeichnen nur ein Stadium höherer Differenzierung, ein Stadium, wo gewisse Abschnitte des Ektoderms vorwiegend nervöse und keine oder doch kaum nennenswerte lokomotorische Funktion ausüben. Eine Bestätigung findet diese Anschauung auch dadurch, daß ich in den Wimperschnüren von Echinidenpluteus äußerst feine Fasern gefunden habe, die mit den Fasern in den Nervenbändern der Auricularien die größte Übereinstimmung zeigen.

Der Verdauungskanal.

Der Urdarm hatte sich, wie wir gesehen haben, zunächst gegen die Rückenseite gekrümmt, war dann aber nach Abschnürung der Hydroenterocölanlage in winkeliger Knickung auf die Dorsalseite zugewachsen, wo er mit einer entgegenwachsenden schüsselförmigen Ektodermeinstülpung in Verbindung trat. An dieser Stelle erfolgte der Durchbruch des Larvenmundes, während der Gastrulamund zum After wurde. Die Lage der Afteröffnung hat sich bei der Auricularia von der Unterseite auf das untere Viertel der Ventralseite verlegt. Wir können jetzt an der Larve drei Darmabschnitte unterscheiden: Vorderdarm, der in schräger Richtung dorsalwärts nach unten läuft, Mitteldarm oder Magen, dessen Axe annähernd mit der Axe der Larve zusammenfällt, Enddarm mit schräger, dorso-ventraler Richtung.

Die drei Teile setzen sich nun in der Folge noch schärfer dadurch voneinander ab, daß sowohl Vorder- als Enddarm sich — der erstere schwach, der letztere stärker — in den Mitteldarm invaginieren. Histologisch gehen in Mittel- und Enddarm keine großen Veränderungen vor sich; die Entodermzellen behalten ihre Wimpern. Von oben gesehen erscheint die Kontur der Zellen po-

lygonal und nicht rund. Der Körper der Zelle ist also eigentlich eine abgestumpfte Pyramide, kein Kegel. Um die Afteröffnung steht ein Kranz etwas größerer Wimpern.

Die Mesenchymzellen, die wir an die Körperhaut herantreten, sich abplatten und eine einschichtige Hülle unter derselben bilden sahen, legen sich auch an alle drei Darmabschnitte an und gehen am Mittel- und Enddarm dieselben Umwandlungen ein, wie unter der Epidermis. Bemerkenswert ist, daß durch den Körper der Larve sich an verschiedenen Stellen vom Darm zur Haut und den Wimperschnüren dünne Membrane hinüberspannen, die aus abgeplatteten Mesenchymzellen gebildet sind. Ihr Vorhandensein, das sich nach Totalpräparaten vermuten läßt, wird besonders schön durch Schnittpräparate demonstriert (Taf. X, Fig. 1).

An der Bildung des Vorderdarms ist auch das Ektoderm beteiligt, das wir dem ventralwärts wachsenden Urdarm entgegenwachsen sahen. An der Berührungsstelle bricht der Mund nach außen durch, und hier verdickt sich das Ektoderm und bildet um den Mund einen Wimpersaum. Wir haben ihn schon bei Besprechung der Wimperschnüre kennen gelernt. Vor der großen postoralen Wimperschnur, die den ganzen Körper umzieht, zeichnet diese adorale Wimperschnur sich nur dadurch aus, daß ihr Querschnitt ein weit platterer ist. Ursprünglich hat der adorale Wimpersaum nahezu Kreisform; er umgiebt die ebenfalls kreisförmige Mundöffnung in einigem Abstand. Nur der ventral gelegene Abschnitt behält aber seine ursprüngliche Form. Der nach innen (dorsalwärts) gelegene Abschnitt zieht sich in eine Schlinge aus, die sich allmählich in das Innere des Vorderdarms einsenkt (Taf. XIII, Fig. 4). Die Mundöffnung selbst bleibt kreisförmig, und der hasenschartenähnliche Ausschnitt wird durch die Form der Wimperschlinge vorgetäuscht[1]).

Die Entodermzellen des Urdarms, die die Wandung des Vorderdarms bilden, haben sich indessen beträchtlich abgeflacht und ihre Wimpern verloren. Die Einführung der Nahrung mittelst Wimperbewegung wird allein durch die hineinhängende Wimperschlinge besorgt.

Auch an den Vorderdarm haben sich mittlerweile Mesenchymzellen angelagert, wie an Mittel- und Enddarm, aber sie er-

---

1) Betreffs der Lage der Mundöffnung unter dem vorderen Bauchfeld vgl. den vorhergehenden Abschnitt über Körperform und Wimperschnüre.

leiden hier keine Abplattung, sondern sie liefern, wie SELENKA (28) entdeckt hat, die Muskulatur, die diesen Darmabschnitt vor den beiden anderen auszeichnet.

SELENKA hat beschrieben und abgebildet, wie eine Anzahl von Mesenchymzellen sich an die Wandung des Vorderdarms anlegt, wie jede Zelle sich streckt und allmählich in eine Ringmuskelfaser übergeht. Er glaubte anfangs (28), daß dies der Entstehungsmodus für die Muskulatur des gesamten Darms — die anderen Darmabschnitte erhalten erst später eine Muskulatur — sowie auch des Wassergefäßsystems sei. Später (30) hat er seinen Irrtum erkannt und zugegeben, daß METSCHNIKOFF Recht hat, die Muskulatur der letzteren Abschnitte aus dem Hydroenterocöl herzuleiten.

METSCHNIKOFF aber irrte seinerseits, wenn er auch für den Vorderdarm die von SELENKA aufgestellte Bildungsart anzweifelte. Hat man das Glück, eine einzige Larve in dem betreffenden Stadium zu finden, so kann man sich mit aller wünschenswerten Klarheit von der Richtigkeit der SELENKA'schen Angaben überzeugen.

SELENKA neigt zu der Annahme, daß je eine Mesenchymzelle sich in eine Ringfaser verwandele. Doch ist der Modus ein etwas anderer, und will ich auf diesen Punkt näher eingehen, weil der Vorgang ziemlich fremdartig erscheint. Jede Ringfaser wird nämlich nicht von je einer Mesenchymzelle, auch nicht von Konglomeraten derselben gebildet, die verschmelzen; sondern die Zellen strecken sich im Sinne der zu bildenden Ringfasern und senden Ausläufer, die verschmelzen und die Ringfasern bilden, aber dergestalt, daß eine Faser zwar das Produkt mehrerer Zellen ist, die einzelne Zelle aber sich ihrerseits an der Bildung mehrerer Fasern beteiligt (Taf. XI, Fig. 8). Die Muskulatur aller Echinodermenlarven[1]) in Stadien, in welchen das Hydroenterocöl noch nicht in Funktion getreten ist, sondern erst in mehr oder weniger weit entwickelter „Anlage" vorhanden ist, entsteht aus dem Mesenchym. Von dem Augenblick an, wo das Hydroenterocöl in Funktion tritt, wird der größte Teil der noch zu bildenden Muskulatur von letzterem gebildet.

---

1) Hier kommen in Betracht: der Vorderdarm sämtlicher Echinodermenlarven und die beweglichen Fortsätze der Brachiolarien Bipinnarien und einiger Echinidenpluteus. Es giebt nämlich unter letzteren auch Arten, welche imstande sind, ein Armpaar im Winkel zu heben und zu senken. Ich weiß nicht, ob diese Thatsache schon bekannt ist.

Auffallend ist es, daß die Autoren immer nur eine Ringmuscularis des Vorderdarms erwähnen, während dieser Darmabschnitt doch auch im Larvenleben eine wohl entwickelte Längsmuskulatur besitzt. Sie liegt nach innen von der Ringmuskulatur und hat dieselbe Entstehungsart und denselben histologischen Bau wie jene. Es ist nicht besonders schwer, sie auf Präparaten deutlich sichtbar zu machen; auch wird ihr Vorhandensein schon durch die Art der Vorderdarmkontraktionen postuliert. Derselbe verengert und erweitert nämlich nicht allein sein Lumen, sondern er kann sich auch in der Längsaxe um ein beträchtliches verlängern oder verkürzen, beträchtlicher, als dies durch alleinige Kontraktion von Ringfasern erzielt werden könnte.

Die Bewegungen des Vorderdarms erfolgen während des ganzen Larvenlebens kontinuierlich und beinahe rhythmisch. Augenscheinlich dienen sie mehr dem Wasserwechsel behufs einer Darmrespiration als behufs Nahrungsaufnahme. Letztere wird, wie man sich durch direkte Beobachtung überzeugen kann, durch den Wimpersaum, der die Mundöffnung im Halbkreis umgiebt, der Weitertransport der Nahrung aber durch die in den Vorderdarm hineinhängende Wimperschlinge besorgt.

Die Bewegungen des Vorderdarms hören auf, wenn das Tier in den sogenannten Puppenzustand eintritt und die Kommunikation des Vorderdarms mit der Außenwelt so gut wie aufgelöst ist. Dann wirbelt sich die Larve vermittelst der Wimperreifen mit großer Geschwindigkeit durch das Wasser, und dieser konstante Wasserwechssl erleichtert der äußeren Hautoberfläche die nunmehr ihr allein zufallende Funktion der Respiration. In einem noch späteren Stadium übernimmt endlich das Wassergefäßsystem durch den Tentakelapparat die respiratorische Funktion.

Mutatis mutandis gelten die hier aufgestellten Grundsätze über Bildung und Funktion des Vorderdarms für alle Echinodermenlarven.

Die eben geschilderten Zustände der drei Darmabschnitte erleiden während des Auriculariastadiums keinerlei nennenswerte Veränderungen. Das Epithel des Mitteldarms scheint bei älteren Auricularien höher zu sein als bei jüngeren. Kurz vor der Verpuppung legen sich die beiden Cölomtaschen von rechts und links dicht an den Mitteldarm und platten seinen bis dahin nahezu kreisförmigen Querschnitt ab. Diese Zusammenpressung scheint es auch mit sich zu bringen, daß sich nunmehr am Übergang von Mitteldarm in Enddarm eine Schlinge zu bilden beginnt (Taf. VI, Fig. 4).

Hydroenterocöl.

Wenn die Larve in das Auriculariastadium eintritt, hat sich die Hydroenterocölanlage erst vor kurzem vom Darm abgeschnürt (vgl. oben S. 183) und bildet ein einfaches, längliches Bläschen, das durch den Rückenporus nach außen mündet. Anfangs liegt das Bläschen ziemlich genau in der Mittelebene der Larve. Später aber rückt es auf die linke Seite und liegt nun links vom Vorderdarm (Taf. VI, Fig. 1). Die nächsten Stadien der Weiterentwickelung des Bläschens sind zuerst von METSCHNIKOFF für unsere Auricularia beschrieben worden. SELENKA (28) hat dann denselben Entwickelungsmodus bei der Larve von Cucumaria Planci gefunden. Ganz identisch ist er auch bei der anderen Auricularia, die im Mittelmeer vorkommt, der Pigment (einzellige Algen) führenden „Auricularia mit Kugeln“. Bei letzterer habe ich ihn in Neapel ebenso häufig beobachten können als bei der „Auricularia mit Kalkrädchen“. Wir können also wohl annehmen, daß diese Art der Entwickelung für die Holothurien überhaupt charakteristisch ist [1]).

Das Bläschen zerfällt nämlich zunächst wieder in zwei, auf der linken Seite der Larve übereinander liegende Blasen. Das obere Bläschen, das durch den Rückenporus nach außen mündet, ist die Anlage des Wassergefäßsystems oder das Hydrocöl, das

1) Derselbe Effekt, die Bildung eines paarigen Enterocöls und eines unpaaren Hydrocöls, wird in den verschiedenen Echinodermenklassen auf die allerverschiedenste Weise erzielt. Bei denjenigen Echiniden, bei welchen diese Verhältnisse bisher studiert sind und bei einigen Asteriden schnürt sich eine unpaare Blase ab, die zunächst in die zwei Cölomsäcke zerfällt. Der linke schnürt dann das Hydrocöl ab. Bei anderen Asteriden werden die Cölomsäcke sofort paarig angelegt. Bei Ophiuriden ist der Entstehungsmodus noch nicht vollkommen aufgeklärt. Bei Comatula soll sich nach GÖTTE (4) Enterocöl und Hydrocöl jedes für sich und ersteres paarig, das Ganze also in Gestalt dreier Blasen vom Urdarm abschnüren. Eine übersichtliche und ausführliche Zusammenstellung dieser Verhältnisse findet man bei LUDWIG (15, S. 27—36). Auch hier wieder besitzen wir keine Richtschnur, um zu entscheiden, ob die einfache oder paarige oder dreifach getrennte Anlage des Hydro-Enterocoels als das Ursprüngliche, „Palingenetische“ aufzufassen sei. Ich möchte mich in dieser Frage am meisten den von LUDWIG vorgetragenen Ansichten anschließen.

darunter liegende Bläschen die Anlage der Leibeshöhle oder das Enterocöl. Das letztere wächst darauf zu einem bandförmigen Körper aus, der den Mitteldarm von hinten her im Bogen von links nach rechts umwächst und dann in eine paarige Bildung, die links und rechts vom Mitteldarm gelegenen Cölomsäcke („wurstförmige Körper", „laterale Scheiben") zerfällt.

Ich habe von diesen verschiedenen Stadien keine Abbildungen gegeben, da sich vortreffliche Zeichnungen derselben bei Metschnikoff (16, Taf. I, Fig. 2—7) finden. Auf meiner Fig. 2, Taf. VI liegen die beiden Säcke schon getrennt zu den Seiten des Darms. Sie haben sich abgeplattet, so daß der Hohlraum des ursprünglich bläschenförmigen Gebildes so gut wie verschwunden ist und die beiden Platten der Wandung einander fast direkt berühren. Doch lehren Schnitte (Taf. X, Fig. 1) noch das Vorhandensein eines minimalen Hohlraums. Die Gestalt der Scheiben auf diesem Stadium nennt Metschnikoff treffend uhrglasförmig. Später (Taf. VI, Fig. 3) legen sich die Scheiben dicht an den Mitteldarm und bewirken bald durch ihren Druck, daß seine bisher eiförmige Gestalt in eine cylindrische übergeht (Fig. 4).

Das Hydrocölbläschen behält seine Lage zur Linken des Vorderdarms. Es nimmt zunächst Bohnenform an und läßt bald darauf an seiner Konvexität fünf leichte Hervorbuchtungen erkennen, die zu den bekannten fünf Tentakelblindsäcken werden (Taf. VI, Fig. 2). Der feine Kanal, der das Innere des Bläschens durch den Rückenporus mit der Außenwelt in Verbindung setzt, ist der primäre Steinkanal der Holothurien. Aus dem gebogenen Basalstück, aus dem die fünf Aussackungen entspringen, wird später der Wassergefäßring.

Es ist nun von ungemeiner Wichtigkeit, zu konstatieren, welche Lage der Steinkanal zu den zuerst auftretenden, blindsackähnlichen Ausstülpungen, die ich Primärtentakel nennen will, einnimmt. In jenen fünf Ausstülpungen erblicken wir nämlich die erste Andeutung der fünfstrahligen Gliederung des Echinoderms, und wenn wir durch sie die Perradien festgelegt erachten — eine Auffassung, die später ausführlich gerechtfertigt werden soll — so ist die Regel, daß der Steinkanal stets zwischen dem 3. und 4. Primärtentakel (wenn wir den obersten Primärtentakel als ersten bezeichnen) und ihrer Anheftungsstelle gegenüber den jetzt noch halbringförmigen Wassergefäßkanal verläßt. Er liegt also interradial zu den fünf Primärtentakeln. Besonders deutlich tritt dies hervor, wenn später zwischen den Primärtentakeln sekundäre Ausstülpungen die

Anlagen der Körperwassergefäße und der POLI'schen Blase auftreten. Die Einmündungsstelle des Steinkanals liegt dem Ansatze des 4. dieser sekundären Ausstülpungen genau gegenüber, also genau in demselben Radius beziehentlich Interradius wie diese Sekundärausstülpung (Taf. VIII, Fig. 3).

Auch bei den übrigen Echinodermen bildet die Wassergefäßanlage zunächst eine fünfstrahlige Rosette, und soweit man auf diese Punkte geachtet hat, mündet auch bei ihnen stets der Steinkanal zwischen zwei Primärtentakeln, also interradial. Die vergleichende Anatomie ergänzt die entwickelungsgeschichtliche Beobachtung; denn im ausgebildeten Tiere (Echiniden, Asteriden) sehen wir stets Rückenporus (Madreporenplatte) und Steinkanal interradial gelagert. Die Perradien werden dabei durch Bildungen bestimmt, die unmittelbar aus den Primärtentakeln hervorgehen oder in die Verlängerung dieser Gebilde zu liegen kommen.

Ich komme auf die ganze Frage in dem zweiten Teile dieser Arbeit im Kapitel „Vergleichende Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie" noch einmal ausführlich zurück. Ich will aber schon jetzt nachdrücklich betonen, daß wir aus einer ganzen Reihe von Gründen berechtigt und gezwungen sind, die Primärtentakel der Holothurien mit den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen zu homologisieren. Die Sekundärausstülpungen sind nicht allein durch ihr weit späteres Auftreten als besondere Bildungen gekennzeichnet, sondern vor allem durch ihre Lage zum Steinkanal. Bestimmen wir die Interradien durch die Lage des Steinkanals und Rückenporus, so liegen die Primärtentakel sämtlicher Echinodermen perradial, die Sekundärausstülpungen der Holothurien aber in denselben Radien wie der Steinkanal also interradial.

Weitere Gründe für die Auffassung, daß die Primärtentakel, nicht die Sekundärausstülpungen der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen homolog sind, will ich weiter unten beibringen. Die ganze Frage ist eine Grundfrage für das Verständnis der vergleichenden Anatomie der Echinodermen, sie ist aber bisher allein von GÖTTE (4) berührt und auch von diesem nur flüchtig gestreift worden.

Durch Primärtentakel und Steinkanal sind die Radien des fünfstrahligen Echinoderms bestimmt; die ersteren liegen perradial, der letztere interradial. In denselben Radien wie der Steinkanal legen sich die Sekundärausstülpungen an. Auch sie liegen also zunächst

interradial. Später erleiden letztere Gebilde im Anschluß an die Kalkringstücke, denen sie sich aufgelagert haben, eine adradiale Verschiebung (cf. p. 216).

Sobald sich die oben beschriebenen Vorgänge vollzogen haben, zunächst 5, dann 11 Ausstülpungen des Hydrocöls gebildet sind, rückt die ganze Anlage, die immer noch durch den Rückenporus nach außen mündet, auf den Vorderdarm zu und umgreift ihn bogenförmig an der Dorsalseite. Damit verläßt die Larve das Auriculariastadium (Taf. VI, Fig. 4).

Mesenchym und Kalkbildungen.

Wir haben die Mesenchymzellen schon an verschiedenen Stellen eine Rolle spielen sehen. Sie platten sich ab und bilden unter der Haut, um den Darm und um Wimperschnüre und Nervenstreifen einschichtige Hüllen, man findet sie als sternförmige, vielgestaltete Wanderzellen in der Gallerte oder den verschiedenen Wandungen ansitzend, endlich liefern sie die muskulösen Elemente für die Larve, nämlich die Ring- und Längsmuskulatur des Vorderdarms bei allen Echinodermenlarven und die Muskeln der beweglichen Fortsätze bei Bipinnarien, Brachiolarien und einigen Echinidenpluteus.

Endlich sind sie bekanntlich auch die Bildner der Kalkkörper der Echinodermen. Auf die feineren Verhältnisse der Skeletogenese brauche ich hier nicht näher einzugehen, weil ich diese Fragen schon in einer früheren Arbeit (32, p. 288) ausführlich erörtert habe. Auch habe ich dort die Bildung der Kalkrädchen der Auricularia geschildert und im Anschluß an Ludwig auf gewisse Beziehungen dieser Bildungen zu den Rädchen der Chirodoten und den Stachelanlagen sämtlicher stachelbesitzenden Echinodermen (Asteriden, Ophiuriden, Echiniden) hingewiesen. In Taf. XI, Fig. 5 a—c der vorliegenden Arbeit ist die Entwickelung eines Rädchens abgebildet. Außer den Rädchen finden sich bei unserer Auricularia noch Kalkkugeln. Beide Bildungen treten allein in den beiden unteren Zipfeln der Larve aus, und zwar scheint ausnahmslos — wenigstens bei allen Larven, die ich daraufhin beobachten konnte — die erste Kalkbildung im linken unteren Zipfel zu erfolgen. Die Rädchen werden erst etwas später gebildet als die Kugeln. Die Menge der gebildeten Kalkrädchen und Kalkkugeln ist durchaus inkonstant. Oft besitzen jüngere Larven deren mehr als ältere.

Physiologisch scheinen die Kalkkonkretionen für die Larve die Bedeutung zu haben, den unteren Körperabschnitt schwerer

zu machen als den oberen, so daß wir das Tier stets mit dem hinteren Körperende mehr oder weniger nach unten gerichtet im Wasser treiben finden.

Noch während die rosettenförmige Wassergefäßanlage frei in der Gallerte links vom Vorderdarm liegt, ohne diesen zu berühren, und keinerlei Beziehungen zu irgend einem anderen Organ aufweist, lagern sich Mesenchymzellen an den zur Zeit halbkreisförmigen Ringkanal und produzieren die Anlage des Kalkrings (Taf. VI, Fig. 3). Es besteht dieselbe zunächst nur aus fünf schmalen Stäbchen, die in den Zwischenräumen der fünf Primärtentakel, also interradial da liegen, wo eben die sekundären Ausstülpungen als kleine Spitzen sichtbar zu werden anfangen. Die fünf Kalkstäbchen lagern der Wassergefäßanlage von ihrer ventralen Seite her an.

Die hohe Bedeutung, die diese Art der Anlage des Kalkrings für die morphologische Beurteilung dieser Bildung und für die Vergleichung derselben mit scheinbar homologen Skelettbildungen der Echiniden hat, habe ich schon in der citierten Arbeit (32, p. 402) erörtert. Im allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit komme ich noch des weiteren darauf zurück.

3. Der Übergang der Auricularia in die Tonnenform.
(Taf. VI, Fig. 4, 5, 6.)

Wenn die Cölomtaschen den Darm umwachsen haben und ventralwärts zusammengestoßen sind, und andererseits die rosettenförmige Hydrocölanlage ihre sechs sekundären Ausstülpungen entwickelt hat, erfolgt der Übergang von dem Auricularia- in das Tonnenstadium. Drei Vorgänge sind für die Verwandlung ausschlaggebend: der Lagewechsel des Hydrocöls, das Zerreißen der Wimperschnüre und endlich die bedeutende Umänderung der Körpergestalt.

Der Lagewechsel des Hydrocöls.

Bisher war das Hydrocöl vertikal in der linken Körperhälfte aufgehängt und stand mit dem auf der Dorsalseite der Larve befindlichen Rückenporus durch einen in einer horizontalen Ebene gelegenen Kanal in Verbindung, den Steinkanal. Jetzt vertauscht es seine vertikale Lage mit einer mehr horizontalen, indem sich der untere Teil des Hufeisens nach oben und vorn, der obere Teil dementsprechend nach unten und hinten bewegt.

Die Drehung findet um einen Pol statt, der durch die Einmündungsstelle des Steinkanals in das Hydrocöl gekennzeichnet ist. Zu gleicher Zeit rückt aber das gesamte Hydrocöl mehr gegen die Mittellinie auf den Vorderdarm zu, ein Vorgang, der nur unter gleichzeitiger Verlängerung des Steinkanals erfolgen kann, da der Rückenporus in seiner ursprünglichen Lage verbleibt (Taf. VI, Fig. 4).

Das Zerreißen der Wimperschnüre.

Der Lagewechsel des Hydrocöls ist sozusagen das Signal für einen anderen Vorgang, der in besonderem Maße für die Verwandlung der Larve bestimmend ist: das Zerreißen der langen Körperwimperschnur. Die Erscheinung tritt so unvermittelt ein, daß ich anfangs an eine durch kontraktile Kräfte hervorgerufene, wirkliche Zerreißung dachte. In der Wimperschnur selbst können diese Kräfte nicht wirksam sein, denn dieselbe enthält außer den Zellen und Nervenfasern keine anderen, vor allem keine kontraktilen Elemente. Es ist aber denkbar, daß von den amöboiden Mesenchymzellen durch eine in gegebenem Augenblick erfolgende gleichzeitige Aktion die Wimperschnurabschnitte centripetal angezogen und dadurch zerrissen werden. Dieser, allerdings etwas fremdartige Vorgang könnte auch für die nachher zu schildernde Gestaltveränderung des Tiers und seine kolossale Verkleinerung, sozusagen seine „Verdichtung", eine Erklärung abgeben. Doch können es natürlich auch bloß innerlich wirkende Wachstumsursachen sein, die es bewirken, daß die Wimperschnurzellen sich an verschiedenen Stellen in ihrer Kontinuität trennen. Letztere Auffassung hat das meiste für sich, denn in der That handelt es sich bei der Zerreißung um eine Kontinuitätstrennung der dicht bei einander liegenden Wimperzellen. Die aus Mesenchymzellen bestehenden halbrinnenförmigen Scheiden bleiben dabei noch eine Zeitlang erhalten und sind oft noch nachweisbar, wenn die Wimperzellen der alten Schnur sich schon wieder zu neuen Verbänden, den Wimperreifen, vereinigt haben. Besonders deutlich treten sie hervor, wenn man die Larven etwas unter dem Deckglas komprimiert. Der Umstand, daß man die beiden Wimperschnursysteme, die longitudinale Schnur und die Wimperreifen, auf gewissen Stadien nebeneinander erblicken kann, ist demnach kein Beweis dafür, daß die Systeme unabhängig voneinander entstehen. Die longitudinale Schnur besteht in diesem Falle eben aus der leeren Mesenchymscheide; ihre Wimperzellen sind jedoch zur Bildung der Reifen verwendet worden.

Die eben beschriebene Kontinuitätstrennung der Wimperzellen findet an 14 Punkten statt, von denen immer zwei an symmetrischen Stellen der rechten und linken Seite der Larve liegen.

Da es etwas umständlich wäre, diese Punkte durch Worte zu kennzeichnen, sehr leicht dagegen, sich den Vorgang auf den Zeichnungen zu veranschaulichen, so verweise ich hierfür, ebenso wie für den Bildungsprozeß der neuen Wimperreifen, auf die Figuren (Taf. VII, Fig. 5, 6, 7). Auf Taf. VII, Fig. 4—6 habe ich die 14 Abschnitte der longitudinalen Wimperschnur mit arabischen, die fünf Wimperreifen mit römischen Ziffern bezeichnet. Die Abschnitte 1 und 13 werden zum I. und II., 2 und 12 zum III., 4, 6, 8, 10 zum IV., 5 und 9 zum V. Wimperreifen. Die Abschnitte 3, 7, 11, 14 rücken in der trichterförmigen Einsenkung des Mittelfeldes, die zur Mundöffnung herunterleitet, in die Tiefe. Indem dann der Trichter sich stark verengert, kommen sie in das Innere der Larve zu liegen und werden dort später zur Bekleidung der Spitzen der fünf Primärausstülpungen des Hydrocöls verwendet. Da sie bei ihrer Wanderung in die Tiefe die Mundöffnung teilweise bedecken, sind sie als „Mundschild“ der Puppe bezeichnet worden. Wie man sieht, sind es gerade diejenigen Abschnitte, mit denen die beiden Nervenbänder durch Faserbündel in Verbindung stehen. Die beiden Nervenstreifen rücken denn auch mit und vor diesen Abschnitten der Wimperschnur in die Tiefe des Trichters, der zum Munde führt. Ihre zelligen Bestandteile haben sich vermehrt, und da dieselben die Fasern bedecken, sind letztere auf Totalpräparaten schwerer wahrzunehmen. Ich habe aber auf keinem Stadium eine gänzliche Abwesenheit von Fasern beobachten können, wie METSCHNIKOFF sie behauptet; dieselben sind vielmehr auf Schnittpräparaten stets nachzuweisen.

Die adorale Wimperschnur kommt nunmehr ganz in den Vorderdarm zu liegen. Ihre Zellen breiten sich an der Wandung dieses Darmabschnitts auf und liefern ihm ein neues Epithel, das das abgeflachte Epithel des Vorderdarms der Auricularia ersetzt.

Umänderung der Körperform.

Sofort auf das Zerreißen der Wimperschnüre folgt die höchst auffällige und radikale Umänderung der Körperform. Der Vorgang ist kein allmählicher, sondern der Hauptsache nach ein auf einmal erfolgender, plötzlicher. Die Larve scheint sofort aus dem

Stadium der Fig. 4 in das der Fig. 5 überzugehen; aus letzterem geht sie in ganz kurzer Zeit in Stadium Fig. 6 über. Die weiteren Veränderungen, der Schluß der vier unteren Wimperreifen und die Bildung des obersten erfolgen dann wieder langsamer. Der Vorgang zeigt zwei besonders hervortretende Eigentümlichkeiten: erstens Übergang der schachtelförmigen in die tonnenförmige Gestalt; zweitens kolossale Verkleinerung des ganzen Körpers in allen Durchmessern.

Der Übergang in die Tonnenform bietet an sich nichts weiter Merkwürdiges dar. Das Stadium Fig. 5 bietet ein recht anschauliches Zwischenstadium. Bemerkenswert ist noch, daß der Trichter, der zur Mundöffnung führt, sich sofort, nachdem Nervenstreifen und Mundschild in seine Tiefe hinabgeglitten sind, so stark verengert, daß seine Wandungen sich allseitig berühren, und kaum noch ein Lumen vorhanden ist. Mund, Nervenstreifen und Mundschild liegen dann im Inneren der Larve, und nur ein feiner, kapillarer Spalt tritt an die Oberfläche. Die Mündung dieses Spalts verlegt nun im Laufe der folgenden Entwickelungsstadien (Fig. 6, 7) ihre Lage von der ehemaligen Ventralseite an den vorderen Pol, wo sie vor Schluß des ersten Wimperreifens anlangt (Fig. 7).

Es ist merkwürdig, daß die höchst auffällige Verkleinerung des Körpers in allen Durchmessern bisher noch keinem Beobachter aufgefallen ist. Ich war davon so überrascht, daß ich anfangs meinte, die Larven verschiedener Arten vor mir zu haben, und erst dann an das Auftreten einer wirklichen Verkleinerung glaubte, als ich mich von derselben durch die direkte Messung an einer und derselben, isoliert gehaltenen Larve überzeugen konnte.

Eine ziemlich ausgebildete Auricularia (Stadium Fig. 2) wurde am 27. März 1886 gemessen; ihr Längsdurchmesser betrug 1,15 mm; am 29. März hatte sie ihre volle Ausbildung als Auricularia erreicht (Stadium Fig. 3); ihr Längsdurchmesser betrug 1,44 mm. Am 31. März war nach Zerreißung der Wimperschnur Übergang in das Puppenstadium eingetreten. Stadium Fig. 5 Längsdurchmesser 0,51. Am 2. April hatte sich das Tier in eine regelrechte Puppe mit fünf Wimperreifen verwandelt (Stadium Fig. 7) und war noch etwas kleiner geworden. Längsdurchmesser 0,48. Leider ging das Tier auf diesem Stadium wahrscheinlich infolge einer Verunreinigung des Wassers, in dem es gehalten wurde, zu Grunde.

In folgender Tabelle habe ich die durchschnittlichen Größen der verschiedenen Stadien zusammengestellt.

	Längsdurchmesser
Larve, die eben in das Auriculariastadium getreten ist	0,35—0,4 mm
Etwas ältere Larve (Stadium Fig. 1) .	0,7 „
Voll entwickelte Auricularia (Stadium Fig. 3 und 4) . . .	1,4—1,7 „
Larve im Puppenstadium und ganz junge Synapta (Pentactula) . .	0,4—0,5 „

Der Querdurchschnitt ändert sich in annähernd demselben Verhältnis wie der Längsdurchmesser; natürlich muß der Querdurchmesser der tonnenförmigen Larve mit dem mittleren Querdurchmesser der Auricularia verglichen werden, das heißt, da letztere zwei Querdurchmesser hat, mit dem Mittel aus dem langen und kurzen Querdurchmesser.

Zum Schluß will ich noch hervorheben, daß die hier mitgeteilten Thatsachen keineswegs auf pathologischer Entwickelung der von mir aufgezogenen Larven beruhen, vielmehr konnten die betreffenden Größenverhältnisse durch Messungen an gelegentlich aus dem Auftrieb gefischten Tieren gleichen Stadiums kontrolliert werden.

Mit der Verkleinerung der Tiere nimmt ihre Durchsichtigkeit etwas ab, und dies beruht auf näherem Zusammenrücken der Mesenchymzellen. Ob dieser Umstand aber die bewirkende Ursache der Verkleinerung ist, wage ich, wie oben ausgeführt, nicht zu entscheiden.

4. Die tonnenförmige Larve mit Wimperreifen (Holothurienpuppe).

Wimperreifen und Körperform.

Wenn die Larve durch die im vorigen Abschnitt beschriebenen Umbildungsprozesse in das Tonnenstadium getreten ist, bedarf es immer noch einiger Zeit, bis die neuen Wimperreifen vollständig aus den alten gebildet und geschlossen sind. Der Schluß erfolgt bei allen fünfen zuletzt auf der Bauchseite. Die Afteröffnung liegt zunächst zwischen 4. und 5. Reifen, ehe dieselben ventral geschlossen sind; der Schluß erfolgt nun derart, daß, wenn er beendigt ist, der After etwas unterhalb des fünften liegt.

Wahrscheinlich verschieben sich die Teile dabei gegeneinander, das heißt, sowohl Wimperschnüre als After verändern ihre Lage. Ebenso stelle ich mir die Lageveränderungen des zu einer kapillaren Spalte gewordenen Trichters vor, der in die Mundöffnung führt. Derselbe würde ursprünglich an der Stelle münden, wo die erst dorsalseitig angelegte dritte Wimperschnur sich schließen würde, wenn sie einfach fortwüchse, ohne dabei ihre Lage zu ändern. Doch verschieben sich wahrscheinlich auch hier ganz allmählich die Teile gegeneinander. Diese Anschauung erscheint mir zutreffender als diejenige, welche sich die Wimperreifen fest, Mund und After aber wandernd vorstellt. Ehe noch der erste Wimperreifen sich vollkommen geschlossen hat, ist die Verschiebung so weit gediehen, daß die Mündung des Trichterspalts in seinem Umkreise, also am vorderen Körperpol liegt.

Der erste Wimperreifen schließt sich von allen fünfen zuletzt. Er sowohl wie der zweite gehen aus den Stücken 1 und 13 (Taf. VII, Fig. 4, 5) hervor. Deshalb bleiben diese beiden Wimperreifen auch längere Zeit im Zusammenhang. Der erste bildet sich speziell aus den beiden Bogen am Scheitel der Auricularia, durch welche die Wimperschnur rechts und links von der Dorsalseite auf die Ventralseite der Larve hinüberzieht.

Die neugebildeten Wimperreifen sind breiter, aber dabei nicht dicker als die alte Wimperschnur. Ihre Zellen tragen entschieden längere Wimpern, was einigermaßen merkwürdig ist, da wir gesehen haben, daß die Zellen der longitudinalen Schnur zum Aufbau der Reifen verwendet werden. Auch die Wimperreifen liegen in halbrinnenförmigen Scheiden von Mesenchymzellen. Die leere Scheide der aufgelösten longitudinalen Wimperschnur, die in jüngeren Stadien der tonnenförmigen Larven noch nachzuweisen war, verschwindet allmählich; wahrscheinlich werden ihre Zellen nun zu anderen Leistungen verbraucht.

Der „Mundschild“ und das Zentralnervensystem.

Wir sahen die Wimperschnurabschnitte 3, 7, 11, 14 sich von den übrigen Abschnitten absondern, zusammentreten und in den Trichter rücken, der zur Mundöffnung führte. Dabei blieben die beiden Nervenstreifen, die im Umkreise dieser 4 Abschnitte gelegen waren, zu jenen Abschnitten in gleichem Lageverhältnis, das heißt, sie rücken vor jenen ebenfalls in den Trichter hinein.

Wir haben uns diesen Vorgang nicht als eine Wanderung der Nervenstreifen und der Wimperschnurabschnitte auf und über dem Ektoderm vorzustellen, sondern diese Teile liegen im Ektoderm, bilden Teile desselben, und das sie umgebende indifferente Ektoderm gelangt mit ihnen zusammen in das Trichterinnere. Da die Nervenstreifen vor den Wimperschnüren in den Trichter treten, kommen sie nun unter erstere zu liegen.

Der Trichter schließt sich bis auf einen kapillaren Spalt, und nunmehr schlagen die Wimperschnurabschnitte, welche jetzt einen kompakten Kranz bilden und ziemlich unpassend „Mundschild" genannt werden, und die Nervenstreifen verschiedene Wege ein.

Die beiden Nervenstreifen rücken in die Tiefe bis zu der Stelle, wo der ehemalige Trichter in den wirklichen Mund überging. Dort verbinden sich je zwei ihrer freien Enden, und bilden beide Streifen zusammen nun um die Mundöffnung einen Ring, den Nervenring der Synapta.

Die zum Kranze verbundenen Wimperschnurabschnitte (Mundschild) rücken nicht ganz so tief herab. Wie wir nachher sehen werden, hat zu dieser Zeit die Wassergefäßrosette den Vorderdarm umwachsen, und die fünf Primärtentakel haben sich nach oben gegen den vorderen Pol der Larve zu geschlagen. Über diesen lagert sich nun der Mundschild. Indem die Schnüre von der Spitze jedes Tentakels ein Stück weit mit diesem herabsteigen und sich dann auf den nächsten Tentakel überschlagen, entstehen Bilder wie Fig. 6, 7, Taf. VI, und Fig. 2, Taf. VIII, *Te*.

Oben wurde gezeigt, daß gerade die vier Wimperschnurabschnitte des Mundschilds auf innigste mit den Nervenstreifen durch Fasern in Verbindung stehen. Wahrscheinlich wird während der Verschiebung oder Wanderung der Teile diese Verbindung überhaupt nicht gelöst, sondern erhält sich und dient den sofort nach Bildung des Nervenrings entstehenden Tentakelnerven zur Grundlage. Sobald nämlich die Wimperschnur des Mundschildes sich den Tentakeln angelagert und dadurch die fünfstrahlige Gliederung erhalten hat, sehen wir aus dem Nervenring je fünf starke Tentakelnerven hervorknospen (Taf X, Fig. 6 *Tn*) und an der Innenseite der Tentakelwassergefäße emporwachsend sich an der Spitze in dem Gewebe des Tentakelüberzugs, das aus den Wimperzellen des „Mundschilds" herstammt, verzweigen.

Diese Tentakelnerven haben denselben Bau wie der Nervenring selbst; sie werden gleich als ansehnliche Gebilde angelegt und entstehen viel früher als die fünf interradial

gelegenen Körpernerven. Auf die Histologie der Teile komme ich unten noch mehrfach zurück. Ich will hier nur gleich hervorheben, daß die Schnüre des Mundschilds, die in Schlingen von einem Tentakel zum anderen ziehen, sich später über die gesamte Oberfläche der Tentakelspitzen ausbreiten (ein Vorgang, der auf Stadium Fig. 9 beendigt ist) und das Sinnesepithel der Tentakelspitzen bilden. Ganz analog bilden sich die Sinnesepithelien des übrigen Körpers. Sie entstehen, wie nachher gezeigt werden soll, aus den Zellen der fünf Wimperreifen, die ja ihrerseits ebenfalls aus der longitudinalen Wimperschnur stammen.

Nicht die gesamte Gewebsmasse des Mundschilds wird zum Sinnesepithel der Tentakelspitzen. Der kranzförmige Mundschild lagert nämlich zunächst an der Innenseite der Primärtentakeln und breitet sich nur allmählich zwischen ihnen auch auf ihre nach außen gerichteten Flächen aus (Taf. VIII, Fig. 2 *Ts*). Auf diesem Stadium bilden sich nun von dem untersten Teile des Schildes an zu beiden Seiten jedes Tentakels je eine (also zusammen 10) kleine Vorstülpungen (Taf. X, Fig. 4 *Otc*). Dieselben lösen sich bald von der übrigen Masse ab und bleiben, wenn der Mundschild durch stärkeres Wachstum der Tentakelwassergefäße in die Höhe gehoben und dadurch von dem anfangs ihm benachbarten Nervenring entfernt wird, in der Nähe des letzteren liegen (Taf. VIII, Fig. 2 *Otc*). Obwohl mir gerade für die Erledigung dieses Punktes einige Stadien fehlen, stehe ich doch keinen Augenblick an, diese Ausstülpungen für die Anlagen der 10 Otocysten zu deuten.

Auf den nächstälteren Stadien sind letztere schon fertig gebildet, sie liegen dann noch etwas tiefer, dicht über dem Nervenring (und Kalkring), aber immer noch in weiter Entfernung vom Wassergefäßring (Taf. VI, Fig. 7—9), aus dem man bisher die Otocysten immer ableiten wollte. Von einer solchen Ableitung kann keine Rede sein, auch glaube ich direkte Einstülpungen des Ektoderm bei der Bildung dieser Organe sicher ausschließen zu können. Es ist also wohl mehr als wahrscheinlich, daß aus den 10 Hervorwölbungen der Unterfläche des Mundschilds die Otocysten werden. Wie ich in einer früheren Arbeit (32, p. 409) nachgewiesen habe, sind diese Organe wirklich Sinnesorgane und morphologisch den Otocysten anderer Tierstämme gleichzusetzen.

Erst im ausgebildeten Tier erhalten die Bläschen ihre volle Ausbildung, doch sind schon gegenwärtig ihre typischen Bestandteile entwickelt. Die einschichtige Wandung des mit Flüssigkeit gefüllten Bläschens besteht aus den ehemaligen Wimperzellen, die auch jetzt

noch sehr feine Wimpern zu besitzen scheinen, denn die in der Endolymphe der Bläschen frei schwimmenden Zellen befinden sich in lebhaft zitternder Bewegung. Dieselbe wird offenbar von den Wimpern der wandständigen Zellen hervorgerufen. An die Wandung tritt an einer Stelle ein feiner Nerv aus dem Nervenring. Die im Innern frei schwimmenden Zellen besitzen auf diesem Stadium jede eine ansehnliche Vacuole, durch welche ein Teil der Zellwandung halbkugelig vorgewölbt wird. So entsteht das Bild eines Doppelkorns (Taf. XI, Fig. 9 und 10). Später schwillt die Vacuole so bedeutend an, daß sie das Innere der stark vergrößerten Zelle vollkommen ausfüllt, das Protoplasma bildet dann eine dünne Wand um die Vacuole, und an einer Stelle dieser Wand läßt sich noch der plattgedrückte Kern erkennen (Taf. XI, Fig. 11 u. 12). Für nähere Details verweise ich auf meine oben citierte Arbeit (32).

Erst viel später als die fünf Tentakelnerven sprossen aus dem Nervenring die fünf Körpernerven hervor. Sie folgen in ihrem Verlauf den fünf Körperwassergefäßen. Da letztere aus den interradial gelegenen Sekundärausstülpungen entstehen, die sich über den Kalkring hinüber nach abwärts umgeschlagen haben, ist es klar, daß auch die sogenannten „Radialnerven“ in Wahrheit nicht genau radial verlaufen. Die Tentakelnerven liegen den Tentakelwassergefäßen (Primärtentakeln) auf ihrer Innenseite, d. h. der gegen die Mittelaxe der Larve gerichteten Seite an. Die Körpernerven liegen dagegen nach außen von den Körperwassergefäßen (vgl. das Schema dieses Verhaltens Taf. VIII, Fig. 2).

Dieser scheinbare Gegensatz löst sich leicht, wenn man sich erinnert, daß die Körperwassergefäße sich nach unten umgeschlagen haben. Würde man sie in ihre ursprüngliche Lage zurückschlagen, so würde auch bei ihnen der Nerv auf der Innenseite verlaufen.

Auch histologisch betrachtet, geht der Nervenring und seine Äste direkt aus den beiden Nervenstreifen der Larve hervor, ohne daß tiefergreifende Umbildungsprozesse stattfänden.

Die Peripherie des Querschnitts des Nervenrings (Taf. X, Fig. 6 *Rn*) wird von einem Zellbelag eingenommen, der nach außen zu stärker, nach innen aber schwach entwickelt ist. Diese Zellen entsprechen den Wimperdeckzellen der Nervenstreifen, die wir als Mutterzellen der Nervenfasern schon kennen gelernt haben. Auch hier sind sie wieder die Mutterzellen der neu zu bildenden Fasern, denn da, wo Nervenäste aus dem Nervenring hervorsprossen, finden wir an den blinden Enden zunächst nur Zellen, die

Fasern werden erst später entwickelt (Taf. X, Fig. 6 *Kn*). Dabei werden die Fasern von den Zellen stets an der Innenseite, das heißt, an der Seite, welche der Wassergefäßwandung anliegt, ausgeschieden. Zunächst sind dann die Fasern noch nicht vollkommen von Zellen umgeben, sondern der Zellbelag liegt ihnen nur äußerlich an und umwächst sie erst später allseitig. Zwischen den Längsfasern liegen auf diesen Stadien noch keine Zellen.

Die Deckzellen der Nerven tragen jetzt keine Wimpern mehr. Wenn der Nervenring sich nämlich bildet, liegt er zunächst noch im Ektoderm als ein Teil desselben und umgiebt in dieser Lage die Mundöffnung, die durch die Stelle bezeichnet wird, wo der Ektodermtrichter in den Vorderdarm einmündet. Bald wird der Nervenring aber von einer Zellschicht überwachsen, die aus dem Mundschild stammt und in einschichtiger Lage von der Stelle, wo der Mundschild den Tentakelbelag bildet, bis zur eigentlichen Mundöffnung fortwächst. Dieser tiefste Teil des zum Munde führenden Trichters war ursprünglich von dem indifferenten, aus platten Zellen bestehenden Ektoderm der Larve eingenommen, welches bei der Umformung der Körpergestalt mit in das Innere hineingezogen worden war. Dieses Larvenektoderm wird nun verdrängt, der ursprünglich ektodermale Nervenring überwachsen und in die Tiefe gerückt (Taf. X, Fig. 5). Später schieben sich dann noch Mesenchymzellen zwischen ihn und die einzellige Ektodermschicht des Mundschilds.

Der Mundschild hat somit die Funktion, nicht nur Sinnesepithelien (Tastepithel der Tentakelspitzen, Otocysten, wahrscheinlich auch die Geschmacksknospen), sondern auch das indifferente Deckepithel des sogenannten Atriums zu bilden. Ganz ähnlich werden wir später auch die indifferente und die sensorische Bedeckung des übrigen Körpers aus den Zellen der Wimperreifen entstehen sehen.

Ebenso wie der Nervenring werden auch die Äste desselben zu den Tentakeln von den Zellen des Mundschilds überwachsen und sekundär in eine tiefere Lage gebracht. Auf Fig. 5 *Tn*, Taf. X haben sie, wie man sieht, ihre primäre ektodermale Lage verloren.

Hydrocöl und Steinkanal.

Die Umwandlung der Auricularia in die tonnenförmige Larve tritt, wie beschrieben, in dem Augenblicke ein, wo das Hydrocöl sich gegen den Vorderdarm bewegt, seine vertikale Lage mit einer

horizontalen vertauscht und in kurzer Zeit den Vorderdarm umwächst. Dann schließt sich der hufeisenförmig gebogene Kanal, der die Tentakelanlagen trägt, zum Ringe. Der Schluß erfolgt auf der ehemaligen Ventralseite der Larve. Wir haben jetzt einen ringförmigen Kanal, der den Vorderdarm unterhalb des Nervenringes umgreift und der elf Ausstülpungen trägt, fünf größere und sechs kleinere.

Die fünf größeren Ausstülpungen sind die Primärtentakel. Sie schlagen sich nach Umwachsung des Vorderdarms durch den Ringkanal in die Höhe, ihre Spitzen erhalten einen Überzug durch den Mundschild, an ihrer Innenseite lagern sich die fünf Tentakeläste des Nervenrings an. Die fünf Tentakel haben dabei auch den Nervenring an ihrer Innenseite zu liegen, und zwar gerade an der Stelle, wo sich ihr Stützapparat, der Kalkring, befindet. Diesen Stützapparat haben sie in ihre jetzige Lage schon mitgebracht, er bestand, als das Hydrocöl noch frei im Mesenchym lag, aus fünf Stücken. Jetzt schieben sich fünf neue zwischen die einzelnen Glieder des alten ein, so daß jeder Tentakel sich seitlich auf zwei Kalkringglieder stützt. Gerade nach innen folgt dann genau an dieser Stelle der Nervenring (Taf. X, Fig. 9).

Wie ersichtlich, liegen die Kalkringstücke nicht direkt an der Ursprungsstelle des Tentakels aus dem Kalkring, sondern etwas höher. Das Basalstück des Tentakels bis zum Kalkring wird nun Tentakelkanal genannt; dieser Strecke liegt kein Nerv an.

Von den übrigen sechs Ausstülpungen des Wassergefäßrings wachsen die fünf Sekundärausstülpungen oder Anlagen der Körperwassergefäße auch zunächst nach oben. Ihre Spitzen biegen sich aber über fünf entsprechende Abschnitte des Kalkrings herüber und schlagen sich dann wieder nach unten, so daß die Lagerung der Teile eine identische mit der ist, wie sie bei den pedaten Holothurien als bleibende Einrichtung schon bekannt ist (Taf. X, Fig. 9). Auch bei den Synaptiden treten somit die Körperwassergefäße über den Kalkring und wachsen dann auf dem äußeren Blatt der Enterocöltaschen nach abwärts, zunächst allein, später aber lagern sich ihnen von außen die fünf Körpernerven auf, die erst relativ spät aus dem Nervenring hervorsprossen.

Der Steinkanal mündet zu dieser Zeit noch durch den Rückenporus nach außen, sein Verlauf ist häufig kein ganz gerader mehr; seine Lage ist nicht genau horizontal, sondern vom Wassergefäßring aus schief nach oben gerichtet (Taf. VIII, Fig. 2 und Taf. X, Fig. 3 *Stk*).

Aus der sechsten sekundären Ausstülpung wird die Poli'sche Blase, die keine besonderen Lageveränderungen durchmacht, und welche, der Schwere folgend, direkt vom Wassergefäßring aus nach unten herabhängt.

Die Wandungen sämtlicher Abschnitte der Hydrocöls bestehen zunächst aus einem einschichtigen, flach cylindrischen Epithel (Taf. X, Fig. 3). Wimperbewegung im Innern der Kanäle sehe ich in mittleren Entwicklungsstadien der Tonnenform auftreten, und zwar zunächst nur im Innern der Primärtentakel (Taf. VI, Fig. 8). Eine wirkliche Zirkulation beginnt erst beim Verlassen des Tonnen- und Übergang in das Synapta-Stadium und soll bei letzterem besprochen werden.

Schon viel früher beginnt die Bildung einer Muskelschicht in verschiedenen Abschnitten des Hydrocöls. Die Epithelzellen des letzteren spielen dabei die Bildner der Muskulatur, indem sie an ihrer Basis die Muskelfasern als eine zunächst einschichtige, sehr regelmäßig angeordnete Lamelle ausscheiden. Die so gebildeten Muskelfasern sind erheblich dicker als die von Mesenchymzellen am Vorderdarm gebildeten, ab und zu liegt ihnen seitlich ein Kern an. Hamann (5) hat zuerst auf die histologischen Differenzen der Mesenchym- und der Cölommuskulatur bei der ausgebildeten Synapta hingewiesen. Ich kann seine Angaben nur bestätigen.

Die Primärtentakel entwickeln allein eine Längsmuskelschicht um die Epithelwand der Wassergefäße, indem, wie erwähnt, die Fasern von den Epithelzellen an deren Basis ausgeschieden werden (Taf. X, Fig. 5 *Tl*). Etwas später, aber auf demselben Wege entwickelt sich die Ringmuskulatur der Poli'schen Blase, noch später diejenige des Wassergefäßrings. Auch in den fünf Körperwassergefäßen treten ganz vereinzelt Längsfasern auf (Taf. X, Fig. 7 in *Kw*). Es ist aber ein großer Irrtum, anzunehmen, daß die Wandung der Körperwassergefäße die fünf Längsmuskelbänder des Körpers produziere. Die Entstehung dieser letzteren soll im folgenden Abschnitt ausführlich erörtert werden. Es genügt, an dieser Stelle hervorzuheben, daß die Längsfasern in den Körperwassergefäßen stets ganz spärlich und vereinzelt bleiben und niemals irgendwelche Bedeutung erlangen.

Das Enterocöl.

Im Umwandlungsstadium zur Tonnenform hatten sich die beiden Cölomtaschen an den Darm angelegt und ihn aus einer

ovalen in eine cylindrische Form übergeführt. Indem sie nun sowohl ventral- als dorsalwärts aufeinander zuwachsen, stoßen sie bald darauf vorn und hinten in der Mittellinie zusammen. Auf der Ventralseite verschmelzen dann ihre Lamellen so miteinander, daß ihre Hohlräume zusammenfließen und jede Spur der bilateralen Entstehungsweise des Cöloms hier verschwunden ist. Auf der Dorsalseite aber werden die rechte und die linke Umschlagsstelle des parietalen in das viscerale Blatt aneinandergelegt, es erfolgt kein Durchbruch, sondern die beiden aufeinandergelegten Blätter verlöten zu einer doppelschichtigen Platte, die in der alten Medianebene der ehemaligen Auricularia von vorn nach hinten zieht (Taf. X, Fig. 7—8 *Dm*). In dieser Platte (dem späteren Mesenterium) erhält sich zeitlebens bei Holothurien und sämtlichen Echinodermen ein sehr deutliches Andenken ihrer ursprünglich bilateralen Grundform. Die somit vereinigten, an der Doralseite durch die Mesenterialplatte geschiedenen Cölomtaschen besitzen anfangs in ihrem Innern nur einen ganz unbedeutenden Hohlraum (Taf. X, Fig. 1). Bald aber gehen hier Veränderungen vor sich. Das innere (viscerale) Blatt legt sich innig dem Darmrohr an, von dessen Epithel es durch eine dünne Schicht von Mesenchymzellen getrennt ist. Das äußere (parietale) Blatt aber bläht sich sozusagen gegen die Außenwand der Larve hin auf, so daß es die zwischen ihm und der Außenwand befindliche Gallertschicht allmählich zusammenpreßt und gleichzeitig den Hohlraum im Inneren des Cöloms mehr und mehr vergrößert (Taf. X, Fig. 7). Man kann diese Aufblähung des Cöloms Schritt für Schritt verfolgen und deutlich sehen, wie die Gebilde, die dem parietalen Blatt des Enterocöls von außen aufliegen, nämlich Körperwassergefäße und Körpernerven, passiv mit an die Außenwand des Körpers transportiert werden (Taf. VI, Fig. 7 u. 8 u. Taf. X, Fig. 7). Wenn die Larve das Tonnenstadium verläßt, ist der Prozeß beendigt, das parietale Blatt der Leibeshöhle liegt der Körperwand dicht an und ist von ihr blos durch eine mäßig starke Mesenchymschicht geschieden (Taf. X, Fig. 8 und 9).

Ursprünglich reichten die Cölomtaschen nur bis zu der oberen Grenze des Mitteldarms, nach unten bis zum Anfange des Enddarms. Jetzt dehnt das Cölom seine Erstreckung nach oben und unten hin aus. Der Enddarm wird vom visceralen Blatt umwachsen und erhält sein Mesenterium, die Leibeshöhle erstreckt sich bald bis in die Gegend des unteren Körperpols hin.

Nach oben werden Vorderdarm und Wassergefäßring überwachsen und erhalten einen Peritonealüberzug. Die Leibeshöhle reicht nach oben bis an den Kalkring und hat alle Gebilde, die in diesem Bereich liegen, also auch die Anfangsstücke der Tentakel- und Körperwassergefäße, die POLI'sche Blase und den Steinkanal umwachsen und mit einem Überzug versehen (Taf. X, Fig. 9). In die Tentakel selbst sendet sie keine Fortsetzungen hinein, was, wie wir im allgemeinen Teil sehen werden, von einer gewissen prinzipiellen Bedeutung ist. Indem das innere Blatt die einzelnen Anfangsstücke der Tentakeln (Tentakelkanäle) und Körperwassergefäße überzieht und sich dann jedesmal wieder zum Darm hin umschlägt, bilden sich hier Suspensorien des Vorderdarms, deren Entstehung auf diesem Wege einleuchten wird (Taf. X, Fig. 4 *Sp*). Der Steinkanal ist dem dorsalen Mesenterium angeschlossen[1]) und von einem Peritonealüberzug bedeckt, soweit er in der Leibeshöhle liegt. Auf diesem Stadium nämlich durchbohrt er noch die Körperwand und mündet durch den Rückenporus nach außen.

Die eben geschilderten Verhältnisse sind am anschaulichsten auf dem Längsschnitt Taf. X, Fig. 9 dargestellt.

Noch ehe die Aufblähung des Cöloms ihren Abschluß erreicht hat, sehen wir histologische Differenzierungen in beiden Peritonealblättern eintreten, die bis dahin einschichtige Epithellamellen vorstellten. Von den Epithelzellen wird an ihrer Basis, also im visceralen Blatt nach innen, im parietalen (und dort schon etwas früher) nach außen eine einschichtige Lage von Ringmuskelfasern abgeschieden. Die Muskelfasern haben durchaus denselben Bau wie diejenigen, welche aus dem Hydrocöl stammen, und deren Entstehung dort schon geschildert ist. Nach Abscheidung dieser Ringmuskelschicht wird von dem Peritonealepithel in beiden Blättern die Längsmuskulatur produziert. Für das viscerale Blatt liegt die Ringmuskulatur innen vom Peritonealepithel, das die Matrix bildet. Die später gebildete Längsmuskulatur muß also, wie das Epithel, auch außen von der Ringmuskulatur liegen. Umgekehrt verhält sich dies beim parietalen Blatt, wo zuerst und zu äußerst die Ringmuskulatur abgeschieden wird, dann

1) Hierdurch dokumentiert sich die Lage des dorsalen Mesenteriums als eine genau interradiale. Wenn sich das Mesenterium trotzdem nicht an einer durch ein Körperwassergefäß bezeichneten Stelle an die Leibeswand ansetzt, so erklärt sich dieser scheinbare Widerspruch aus der sekundären adradialen Verschiebung letzterer Gebilde (cf. p. 216).

folgt die Längsmuskulatur, zu innerst liegt endlich das Peritonealepithel. Während vom visceralen Blatt sowohl Ring- wie Längsmuskulatur in kontinuierlicher Schicht abgeschieden, und damit die Darmmuskulatur gebildet wird, zeigt das parietale Blatt, das die Körpermuskulatur bildet, hier Differenzen. Nur die Ringmuskulatur wird nämlich in einer zusammenhängenden Schicht ausgebildet. Die später entwickelte Längsmuskulatur aber entsteht in Gestalt von fünf Längsbändern, und zwar da, wo außen dem parietalen Blatt die fünf Körperwassergefäße (und Körpernerven) aufliegen. Es muß aber scharf hervorgehoben werden, daß sich zuerst die Ringmuskulatur bildet, und daß diese, wenn die fünf Längsmuskelbänder entstehen, letztere mit scharfer Kontur von dem Epithel der Körperwassergefäße trennt (Taf. X, Fig. 7). Auch das Gefäßepithel entwickelt vereinzelt Längsmuskelfasern, und so kann es den Anschein gewinnen, als ob die Körperwassergefäße die Längsmuskulatur des Körpers bildeten. Achtet man nicht auf die stets scharfe Kontur der Ringmuskulatur, so kann man sich selbst bei Schnittpräparaten täuschen lassen, und dieser Täuschung sind sämtliche bisherige Untersucher, die diese histogenetische Frage erörtert haben, zum Opfer gefallen. Leitete man die Längsmuskulatur von den außen liegenden Körperwassergefäßen, die Ringmuskulatur aber vom Peritoneum ab, das letzterem innen anliegt, so war es unerklärlich, wie beim ausgewachsenen Tiere die Lagerung der Muskulatur: Ringmuskulatur außen, Längsmuskulatur innen, zustandekommt. Man nahm daher zur Annahme von Umwachsungen seine Zuflucht, ohne für diese durch die Beobachtung einen thatsächlichen Anhalt zu besitzen. Von all dem kann keine Rede sein. Die Längsmuskulatur des Körpers entsteht wie die Ringmuskulatur aus dem parietalen Peritonealblatt, aber zeitlich etwas nach letzterem. Auch die Körperwassergefäße entwickeln, wie andere Abschnitte des Hydrocöls, Längsmuskelfasern, aber diese Fasern kommen ihrer eigenen Wandung zugute, sind immer unbedeutend und spärlich und haben keine Beziehungen zur Körpermuskulatur.

Das viscerale Blatt des Peritoneums bildet die Darmmuskulatur, und zwar zuerst die innen liegende Ringmuskulatur, dann die außen liegende Längsmuskulatur. Am Darm bildet auch letztere eine kontinuierliche Schicht.

Der Vorderdarm besitzt noch aus dem Auriculariastadium her eine stark entwickelte Ringmuskulatur, der nach innen eine schwache Längsmuskulatur anliegt. Die Muskelelemente dieses

Abschnittes tragen den Charakter von Mesenchymmuskeln (kontraktilen Faserzellen). Wenn nun auch der Vorderdarm vom Peritoneum umwachsen wird, erhält er zu äußerst noch einen Überzug von Längsmuskelfasern, der von dem Peritonealepithel stammt und epithelialen Charakter trägt. Dann besitzt der Vorderdarm also eine dreifache Muskulatur. Die innerste Lage (Längsmuskelzellen), die wie die mittlere Lage (Ringmuskelzellen) aus dem Mesenchym stammt, ist aber schwach und auf älteren Stadien kaum noch nachweisbar.

Darmkanal, Mund und After.

Durch die im vorigen Abschnitt geschilderten Vorgänge erhält der Darmkanal seine Muskulatur, soweit er nicht, wie der Vorderdarm, eine solche schon besitzt. Die epitheliale Wandung des Auriculariadarms bleibt für Mittel- und Enddarm bestehen, nur wird das Epithel allmählich höher und das Darmlumen entsprechend enger (Taf. X, Fig. 1 und 7). Im Vorderdarm war während des Auriculariastadiums das Epithel außerordentlich abgeflacht. Jetzt wird, wie wir schon p. 201 sahen, dieses flache Epithel durch ein neues ersetzt, das aus den Zellen der adoralen Wimperschnur und ihrer Wimperschlinge stammt, die im Auriculariastadium in den Vorderdarm hineinhängt.

Da der zur Mundöffnung führende Trichter in ähnlicher Weise von den Zellen des Mundschilds seine Auskleidung erhielt, sehen wir nun sein Epithel ohne Grenze in dasjenige des Vorderdarms übergehen. Doch gestatten später immer noch die topographischen Verhältnisse die Lage der wirklichen Mundöffnung zu erkennen. Sie wird genau durch den Kalkring, der sie freilich in einer ziemlichen Entfernung umfaßt, gekennzeichnet und findet histologisch ihren Ausdruck durch den Beginn der Darmmuskulatur (Taf. X, Fig. 9). Schon bei Beschreibung der Körperform der Larve im Tonnenstadium wurde auseinandergesetzt, wie die Lage der neu sich bildenden Wimperreifen und der alten After- und Mundöffnung (beziehentlich der Mündung des zum Munde führenden Trichters) sich gegeneinander verschiebt, so daß nach Schluß des ersten und letzten Wimperreifens auf der Ventralseite Trichteröffnung und After je im Umkreise dieser beiden Reifen liegen. Bald rücken sie dann genau ins Zentrum der Kreise und befinden sich damit an den beiden Körperpolen, die man jetzt als oralen und aboralen (analen) Körperpol bezeichnen kann. Bemerkenswert aber ist, daß trotz der Verschiebung und Lageänderung keine Neu-

bildung des Mundes und Afters der Auricularia erfolgt, beide vielmehr in kontinuierlicher Entwickelung in die entsprechenden Teile der tonnenförmigen Larve und der Synapta übergehen. Letztere Thatsache ist schon den früheren Beobachtern (METSCHNIKOFF, GÖTTE, SELENKA) bekannt gewesen, doch unterscheidet sich meine Auffassung des zum Munde führenden Ektodermtrichters und meine Vorstellung von der Mechanik seiner Lageveränderung (p. 203, 204) etwas von derjenigen meiner Vorgänger.

Mesenchym und Kalkgebilde.

Bei der Umwandlung der Auricularia in die tonnenförmige Larve hat sich die Mesenchymzellen führende Gallerte so zu sagen verdichtet. Denn die bedeutende Verkleinerung des Tieres findet allein auf Kosten der Gallerte statt. Die Mesenchymzellen liegen nun viel dichter bei einander, und die Tiere sind dadurch erheblich undurchsichtiger geworden (Taf. X, Fig. 1 und 2—7). Wenn dann im Körper der Larve die verschiedenen Hohlraumbildungen (Hydrocöl und Enterocöl) bedeutendere Ausdehnung gewinnen, wird die Gallerte noch mehr komprimiert und nimmt allmählich den Charakter eines zellenreichen Bindegewebes an (Taf. X, Fig. 8, 9). Die Mesenchymzellen zeigen häufiger Spindelform als Sternform, obwohl immer noch Mesenchymzellen mit vielen Ausläufern in reichlicher Menge zu finden sind.

Eine ganz allgemeine Eigenschaft des mesenchymatösen Bindegewebes ist es, trennende Schichten zwischen den Bildungen des Hydrocöls und Enterocöls einerseits und dem Außenepithel des Körpers und Innenepithel des Darms andererseits zu bilden.

Produkte der Mesenchymzellen sind, wie wir sahen, die Kalkbildungen, und deren besaß die Auricularia zweierlei Art: erstens die Anlage des Kalkrings, und zweitens die Rädchen und Kugeln, die rechts und links in den Zipfeln des untersten Körperabschnitts liegen. Rädchen und Kugeln werden unverändert in die tonnenförmige Larve herübergenommen, nur verändern sie bei der Umwandlung der Körperform ihre Lage und rücken aus den beiden Seiten in die Mitte um den unteren Körperpol herum (Taf. VI, Fig. 5—9).

Schon in den letzten Auriculariastadien oder auch zuweilen erst während der Metamorphose in die Tonnenform hat der ursprünglich fünfgliederige Kalkring die Zahl seiner Glieder verdoppelt. Dies geschieht dadurch, daß sich zwischen die fünf alten fünf weitere Kalkringglieder einschieben. Die fünf primären Glieder

lagen, wie wir S. 199 gesehen haben, interradial, und die Einschiebung der neuen geschieht so, daß auch sie interradial (also in jeden Interradius je zwei Kalkringglieder, ein altes und ein eingeschobenes) zu liegen kommen.

Die fünf interradialen Sekundärausstülpungen liegen den fünf alten Kalkringstücken auf. Sie müßten nun, da sich im Interradius die Kalkringstücke verdoppeln, in die Mitte zwischen je zwei derselben rücken, wenn sie ihre alte, genaue interradiale Lage bewahren wollten. Dies geschieht aber nicht. Die Sekundärausstülpungen, aus denen die Interradialgefäße werden, bewahren ihre Beziehung zu den fünf alten Kalkringstücken und treten über sie und nicht über den Zwischenraum zwischen altem und eingeschobenem Kalkringstück herüber, um dann nach unten umzubiegen (Taf. X, Fig. 9). Sie liegen also jetzt nicht mehr genau interradial, sondern interradial mit adradialer Verschiebung. Hierdurch verschieben sich die Körperwassergefäße gegen den Steinkanal und das dorsale Mesenterium, die ihre primäre interradiale Lage bewahren[1]) (ct. Anm. p. 38).

Die Entwicklung der einzelnen Kalkringglieder ist Taf. XI, Fig. 6 *a*—*d* dargestellt. Der Typus der Verzweigung ist auch hier der des regulären Dreistrahlers (Winkel von 120°). Wie ich in einer früheren Arbeit gezeigt habe, führt diese Art der Verzweigung zu einem Netzwerk, das von regulärem Sechseck durchbrochen wird. Für das Wachstum der Kalkringglieder ist zwar dieser Typus erhalten, die Länge der einzelnen Äste bei der Verzweigung aber eine sehr ungleiche und unregelmäßige, so daß die regelmäßige Anordnung des Netzwerks einigermaßen verwischt erscheint (Taf. XI, Fig. 6 *d*).

5. Der Übergang der tonnenförmigen Larve mit Wimperreifen in die junge Synapta.

Aufbruch des Tentakelvorhofs, Ausstreckung der Tentakel.

Der Übergang der tonnenförmigen Larve in die junge Synapta erfolgt ohne scharfe Grenze. Will man aber einen bestimmten Punkt der Entwicklung als den Übergangspunkt hinstellen, so

---

1) Diese Verschiebung, welche sekundär die Körperwassergefäße den Radien nähert, führt jedoch niemals zu einer vollkommenen Aufnahme jener Gebilde in die Radien. Dies erkennt man daran, daß die Kalkstücke, über welche die Wassergefäße herübertreten, immer nur an den Seiten, nie in der Achse der Tentakel liegen. cf. das Schema Taf. VIII, Fig. 1.

dürfte sich am besten der Zeitpunkt herausheben lassen, wo die Larve zum ersten male ihre Tentakel aus dem Vorhof herausstreckt und dieselben von da an zum Tasten und Ansaugen benutzt. Allerdings bietet auch dieser Moment kein einschneidendes Merkmal. Denn auch dann werden die Tentakel noch häufig in das Atrium zurückgezogen, besonders wenn das Tier beunruhigt oder langsam abgetötet wird, und die Synapta bedient sich auf diesem Stadium ebenso oft der Wimperreifen als der Tentakel zur Lokomotion.

Unter Vorhof verstanden wir den Trichter, der in der Auricularia im mittleren Bauchfeld zum Munde führte und bei der Umwandlung in die tonnenförmige Larve nach innen gezogen und bis auf einen kapillaren Spalt geschlossen worden war. Dieser capillare Spalt bleibt bestehen, und genau an dieser Stelle erfolgt die Eröffnung des Atriums und die Vorstreckung der Tentakel. Der Nachweis, daß hier immer ein Spalt vorhanden bleibt, ist äußerst schwierig, denn das Ektoderm, das die Spalthöhle auskleidet, besteht bis zum Aufbruch des Atriums aus jenen vollkommen abgeplatteten Ektodermzellen, deren Kern sich nicht mehr nachweisen läßt. Doch ist bei genauem Zusehen auf Schnitten sowohl als auf Totalpräparaten die Anwesenheit des Spalts auf allen Stadien zu konstatieren.

In den vorgestreckten Tentakeln nimmt man sofort eine lebhafte Zirkulation wahr; auf diese soll im nächsten Kapitel noch ausführlicher eingegangen werden. Ferner dienen die Tentakeln in ausgedehntestem Maße zum Tasten und Ansaugen, und zwar letzteres, ohne die komplizierten Einrichtungen der Saugfüße zu besitzen. Das Ansaugen erfolgt einfach durch festes Andrücken der unebenen, etwas elastischen Haut an die Unterlage und ist in dieser Form bei allen jungen Echinodermen, auch solchen, bei denen sich später die Saugapparate komplizieren, zu beobachten. Bei vielen Synaptiden und Chirodoten, aber auch bei manchen Asteriden (z. B. Astroperten) bleibt zeitlebens dieser primitive Saugmechanismus erhalten.

Auflösung der Wimperschnüre und Neubildung des Körperepithels.

In dem Maße, als die fünf Primärtentakel zur Lokomotion benutzt werden, tritt die lokomotorische Funktion der Wimperreifen in den Hintergrund, und die Zellen dieser Gebilde werden nun zu einem anderen Zwecke verwendet, nämlich zur Neubildung des Körperepithels.

Die Wimperschnüre fallen nicht ab oder atrophieren, sondern sie lösen sich auf, indem ihre Zellen sich über die ganze Körperoberfläche zerstreuen und die Wimpern verlieren. Aus diesem Grunde erfolgt der Wechsel in der Lebensweise auch nur allmählich, nicht mit einem Schlage. Wenn sich die fünf Primärtentakel aus dem Atrium hervorstrecken, werden sie zwar sofort zum Ansaugen benutzt, das Tier ist aber immer noch fähig, zu schwimmen, verläßt häufig den Boden oder die Glaswand, an die es sich angesaugt hat, und wirbelt sich frei im Wasser herum. Langsam nur büßt es letztere Fähigkeit ein. Die Wimperreifen verlieren auf diesen Stadien ihre schärferen Konturen, die rinnenförmigen Mesenchymscheiden, in denen sie eingebettet liegen, flachen sich ab und gestatten es den Zellen, sich über die ganze Körperoberfläche zu verbreiten. Wie wir oben (p. 188 ff.) sahen, bestand das Körperepithel der Auricularia und der tonnenförmigen Larven außerhalb des Bereichs der Wimperschnüre aus hochgradig abgeplatteten Zellen, deren Konturen sich nur noch durch besondere Methoden (Imprägnation mit Metallsalzen) sichtbar machen ließen, und deren Kern nicht mehr nachweisbar war. An Stelle dieses Epithels setzen sich nun die Zellen der in Auflösung begriffenen Wimperschnüre, und in ihnen haben wir die Mutterzellen sowohl des indifferenten Körperepithels als auch der Sinneszellen der Haut zu erblicken. Die Wimperreifen spielen also eine ganz ähnliche Rolle wie der Mundschild, der ja ebenfalls die Sinnespithelien der Tentakel (Tastepithel, später aus letzterem sicherlich auch die Geschmacksknospen und ferner die Otocysten) und das indifferente Epithel des Atriums aus seinen Wimperzellen hervorgehen ließ. Dagegen schien die adorale Wimperschnur nur das indifferente Epithel des Vorderdarms zu liefern. Doch ist der Prozeß auch in letzterem Falle ganz analog der Neubildung des Hautepithels und knüpft auch noch insofern direkt an letzteren Vorgang an, als in beiden Fällen hochgradig abgeplattetes Ektodermepithel, des Larvenstadiums durch andere, lebenskräftiger gebliebene Ektodermzellen, nämlich diejenigen der Wimperschnüre ersetzt werden [1]).

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, sind beide Vorgänge auch ohne tiefere morphologische Bedeutung. Ich bin ge-

1) Auf diese Weise erklärt es sich auch, daß das Pigment (oder einzellige Algen), das manche Echinodermenlarven in ihren Wimperschnüren mit sich führen, später im jungen Echinoderm diffus im Epithel der Haut und besonders den Tentakelspitzen sich wiederfindet.

neigt anzunehmen, daß die Mehrzahl der Wimperschnurzellen während des ganzen Larvenlebens funktionslos ist und nur als Reserve für die späteren Epithelbildungen angelegt und vermehrt wird. Denn, wie man sich leicht überzeugt, können sich nur relativ wenige Zellen der Wimperschnüre aktiv bei der Lokomotion beteiligen, und es erscheint höchst unwahrscheinlich, in dem ganzen Rest Sinnes- und Nervenzellen zu erblicken, die schon während des Larvenlebens funktionieren.

Das neugebildete Körperepithel ist auf Tafel X, Fig. 8 und 9 *Ep* abgebildet.

Oblitteration des Rückenporus, Durchbruch des Steinkanals in die Leibeshöhle.

Die Cölomtaschen haben im Tonnenstadium nicht nur den Darm, sondern auch verschiedene Abschnitte des Hydrocöls, nämlich Ringkanal, Poli'sche Blase, Anfangsteile der Tentakel- und Interradialwassergefäße bis zum Kalkring umwachsen und ihnen Peritonealüberzüge und Aufhängebänder geliefert (Taf. X, Fig. 9).

Auch der primäre Steinkanal, der bis jetzt immer noch durch den Rückenporus nach außen mündet, ist auf diese Weise umwachsen worden. Da er aber ziemlich genau (mit geringer Abweichung nach links) in der ventralen Medianebene vom Ringkanal zum Rückenporus zieht und gerade hier die rechte und linke Cölomtasche auf der Dorsalseite zusammenstoßen, ihre Blätter aneinanderlegen und das dorsale Mesenterium bilden, so kommt auch der primäre Steinkanal an das dorsale Mesenterium zu liegen, ob zwischen die beiden Blätter oder dem linken Blatte durch einen besonderen Überzug angeschlossen, habe ich nicht entscheiden können. Gegen Ende des Tonnenstadiums sieht man nun, wie sich dem jetzt etwas geschlängelten Steinkanal etwa in der Mitte seines Verlaufs ein Haufen von Mesenchymzellen anlagert und hier an der Wandung des Kanals eine halbmondförmige Kalkleiste ausscheidet (Taf. VII, Fig. 9 *Mdpl*). Obwohl diese Leiste keine Ähnlichkeit mit der fertig entwickelten Madreporenplatte der Synapta digitata besitzt, ist doch kein Zweifel möglich, daß sie die erste Anlage dieses Gebildes ist. An dieser Stelle öffnet sich später der Steinkanal durch die Poren der Platte in die Leibeshöhle. Entsprechend der eben geschilderten Bildungsart liegt auch die fertige Platte dem Kanale seitlich auf. Das distale Ende des Kanals von der Platte bis zum Rückenporus oblitteriert, und der Rückenporus selbst verschwindet. Aus dem primären Stein-

kanal, der durch den Rückenporus nach außen mündete, ist der sekundäre Steinkanal geworden, der keine Kommunikation nach außen mehr besitzt, dafür aber durch die Madreporenplatte mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

6. Die junge Synapta[1]).

(Taf. VI u. VII, Fig. 9, Taf. X, Fig. 8 u. 9.)

Wenn die Wimperreifen vollständig aufgelöst sind, und das Tier nicht mehr fähig ist, frei herumzuschwimmen, kann man es als junge Synapta bezeichnen. Seine Körperform ist dann immer noch eine ovale, nicht die wurmförmig gestreckte des erwachsenen Tieres. Die Tentakel sind nur in Fünfzahl vorhanden, zunächst weder gefingert noch fiederförmig verzweigt. Soweit ich beobachten konnte, leben die Tiere jetzt auf dem Meeresgrunde und graben sich noch nicht ein; doch muß ich diesen Punkt unentschieden lassen, auch kommt wenig darauf an, da ich schon früher (32, p. 280) gezeigt habe, daß die erwachsene Synapta digitata durchaus nicht ein ausschließlich unterirdisches Leben führt.

Ich will nun die Organisation der jungen, unausgebildeten Synapta in kurzer Zusammenfassung darstellen, indem ich dabei die verschiedenen Organsysteme, Organe und Gewebe nach ihrer Genese zusammenstelle und dabei einen Teil der in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Thatsachen in möglichster Kürze rekapituliere.

Derivate des Ektoblasts.

Epidermis. Die Epidermis der jungen Synapta besteht aus einem an den meisten Stellen einschichtigen Zellenlager und entstand aus den Zellen der fünf Wimperreifen, die sich aufgelöst haben. Die Wimpern sind abgeworfen, und die Zellen scheiden jetzt an ihrer Oberfläche eine Cuticularschicht aus: Pigment ist noch nicht in der Epidermis abgelagert. Bei denjenigen Echinodermenlarven, die in ihren Wimperschnüren Pigment oder einzellige Algen führen, findet sich dasselbe in dem Stadium, das der jungen Synapta entspricht, diffus in der Epidermis verbreitet.

Sinnesepithelien. 1) Tentakelüberzug. Die fünf Tentakel tragen einen mehrschichtigen Überzug von Sinneszellen,

---

1) In diesem Abschnitt rekapituliere ich kurz die Histogenese sämtlicher Organe, ohne auf die Umbildungen, welche ihre Form und Lage dabei durchzumachen gehabt hat, näher einzugehen.

der an den Spitzen der Tentakel am mächtigsten ist, gegen die Basis an Dicke abnimmt und dort kontinuierlich in das indifferente Epithel der angrenzenden Bezirke übergeht. Auch dieser Überzug stammt aus Teilen der postoralen Wimperschnur, und zwar aus dem sogenannten Mundschild.

2) Baur'sche Bläschen. Diese Gebilde stammen höchst wahrscheinlich auch aus Teilen des Mundschilds (Taf. X, Fig. 4 *Oc*). Sie haben Bläschenform angenommen und liegen jetzt etwas über und vor dem Kalkring, ganz nahe dem Nervenringe, der an jedes Bläschen einen Nervenzweig entsendet. Von ihrer Wandung haben sich Zellen abgelöst und schwimmen frei in der Endolymphe der Bläschen. Durch Wimpern des Wandungsepithels werden letztere Zellen in zitternder Bewegung erhalten. In jeder Zelle hat sich eine Vakuole gebildet, und da durch dieselbe die betreffende Seite der Zelle halbkugelig vorgebuchtet wird (Taf. XI, Fig. 9 u. 10), entsteht der Eindruck, als hätte man „Doppelkörner" vor sich.

Andere Sinnesorgane, z. B. Tastpapillen der Haut und Geschmacksknospen der Tentakelbasis, haben sich auf diesem Stadium noch nicht herausdifferenziert.

Nervensystem. Der Nervenring umgiebt den Mundeingang der Synapta. Er liegt dabei nach innen und etwas über dem Kalkring (Taf. X, Fig. 9). Auf unserem Stadium liegt er direkt unter dem Epithel des Atriums, das vom „Mundschild" stammt und ihn sekundär überwachsen hat. Er ist aus den beiden Nervenstreifen der Auricularia entstanden. Beim Übergang in die Tonnenform waren diese zusammen mit und vor den Abschnitten des „Mundschilds" in den Trichter, der zum Munde führte, hineingerückt und in die Tiefe hinabgezogen worden. Der Ring besteht aus einer peripherischen Zellschicht, die nach innen feine Längsfasern ausgeschieden haben (Taf. X, Fig. 9 *Rn*). Aus dem Nervenring ist dann für jeden Primärtentakel je ein starker Nervenast hervorgesproßt. Derselbe liegt dem Tentakel von innen her an; auch er hat seine anfangs oberflächliche Lage mit einer tieferen vertauscht, da er zuerst von dem Epithel der Tentakelspitzen überwachsen wurde, nachher tiefer in das Mesenchym eingebettet worden ist.

Später als die Nerven für die fünf Primärtentakel sind fünf Nerven für die interradial gelegenen Sekundärausstülpungen aus dem Nervenring hervorgesproßt. Auch sie lagen zunächst innen von diesen Bildungen. Indem aber die Sekundärausstülpungen

über den Kalkring im Bogen herüberbiegen und die Nerven ihnen folgen, letztere auf die Außenseite der Wassergefäße zu liegen. Natürlich ist auch ihre Lage eine interradiale (adradiale).

Der Nervenring entsendet, wie HAMANN gefunden hat, einen Nervenast zum Darm. Auf dem uns jetzt beschäftigenden Stadium habe ich von diesem Nerven noch nichts wahrnehmen können.

Das Epithel des Vorderdarms. Als Bildungsprodukt des Ektoderms ist endlich noch das Epithel des Vorderdarms aufzufassen. Es ist ein nicht besonders hohes, cylindrisches Epithel, das kontinuierlich in das Epithel des Atriums übergeht. Es stammt aus den Zellen der adoralen Wimperschlinge, die sich an Stelle des abgeplatteten Ektoblastepithels setzen, welches den Vorderdarm der Auricularia auskleidete. Dieser Vorgang ist ganz gleichwertig jenem anderen, durch welchen das abgeplattete Hautepithel der Auricularia durch die Zellen der Wimperreifen ersetzt wurde. Gegen das entoblastische, viel höhere Epithel des Mitteldarms ist das Vorderdarmepithel scharf abgesetzt.

Derivate des Entoblasts.

Alle übrigen Körper- und Gewebsteile der Synapta sind vom Entoblast gebildet, und zwar entweder gehen sie direkt aus dem primären Entoblast der Synapta hervor, der sich als Urdarm eingestülpt hatte, oder indirekt aus Derivaten des Urdarms. Solche Derivate sind erstens das Mesenchym und zweitens das Hydroenterocöl. Die Produkte beider Bildungen kann man als mesodermale zusammenfassen. Bemerkenswert ist, daß das Mesenchym nur bei den Holothurien aus Zellen hervorgeht, die aus dem Epithel des schon eingestülpten Urdarms auswandern. Bei den übrigen Echinodermen geschieht die Auswanderung vor der Einstülpung des Urdarms, aber stets genau aus derjenigen Stelle der Blastula, welche sich bald darauf als Urdarm einstülpen wird. Auch hier haben wir also das Recht, das Mesenchym als ein Derivat des Entoblasts anzusehen.

Primärer Entoblast. Aus dem primären Entoblast entsteht der Mittel- und Enddarm der Larve, indem das Epithel des Urdarms direkt und ohne tiefere Umbildungen in das Epithel der betreffenden Darmabschnitte zuerst der Auricularia- und Tonnenlarve, dann in das der Synapta übergeht. Das im Urdarm auch

cylindrische Epithel flacht sich in der Auricularia ab, wird aber in der tonnenförmigen Larve wieder zu einem hoch cylindrischen und geht so in die Synapta über. Nur das Innenepithel des Darms stammt aus dem primären Entoblast, seine Muskulatur, das Bindegewebe und der seröse Überzug ist anderen Ursprungs.

Erwähnenswert ist, daß, während der Enddarm der tonnenförmigen Larve und der jungen Synapta beim Übergang in den Mitteldarm eine ansehnliche Schlinge bildet, der Darmkanal der ausgebildeten Synapta digitata einen geradegestreckten Verlauf hat. Ist also die Baur'sche Angabe (1) richtig, und wird aus unserer jungen Synapta die Species digitata, so muß sich die Schlinge wieder strecken und der Darm gerade werden. Es ist aber nicht vollständig ausgeschlossen, daß Baur sich geirrt hat und aus der Auricularia mit Kalkrädchen Synapta inhaerens wird. Doch will ich vorläufig an der alten Anschauung festhalten und annehmen, unsere Auricularia sei die Larve von Synapta digitata.

Hydroenterocöl. Das Hydroenterocöl schnürt sich zwar erst nach Auswanderung der Mesenchymkeime von dem primären Entoblast ab, doch will ich aus praktischen Gründen die Besprechung der aus ihm hervorgegangenen Bildungen vorausschicken.

a) Hydrocöl. Aus der anfangs durch den Rückenporus frei nach außen mündenden Hydrocölblase hat sich das gesamte Wassergefäßsystem der Synapta gebildet. Es besteht bei der jungen Synapta aus dem Ringkanal, der jetzt nicht mehr durch Steinkanal und Rückenporus frei nach außen mündet; vielmehr kommuniziert der im dorsalen Mesenterium festgelegte Steinkanal vermittelst einer primitiven Madreporenplatte mit der Leibeshöhle. Sein distales Ende bis zum Rückenporus und dieser selbst sind oblitteriert. Aus dem Ringkanal entspringen fünf Tentakel, die fünf primären Ausstülpungen des Hydrocöls. Durch diese Tentakel sind die Hauptradien der Synapta bestimmt. Jeder Tentakel besitzt nahe an seinem Austritt aus dem Ringkanal beiderseits ein Kalkstück als Stützpunkt. Diese Kalkstücke liegen also interradial oder, wenn man will, da es zwei sind, adradial. Ursprünglich war zwischen den einzelnen Tentakeln nur immer je ein Kalkstück entwickelt, das also dann genau interradial lag, und über das die fünf sekundären Ausstülpungen des Ringkanals, die Körperwassergefäße — herübertreten. Später aber schiebt sich je ein neues also zusammen fünf Kalkringstücke in die Interradien ein, und so werden die fünf ersten Stücke und mit ihnen die über sie tretenden Interradialgefäße adradial verschoben. Diese Lage-

verhältnisse und den Grundtypus der radiären Gliederung bei Holothurien überhaupt kann man sich am besten aus dem Schema Taf. IX, Fig. 1 vergegenwärtigen.

Im Tentakel der Synapta sehen wir eine lebhafte Zirkulation vor sich gehen. Ich bemerke diese sogleich, wenn die Tentakel der Larve aus dem Atrium vorgestreckt werden, und sehe dann bald einen großen Teil der Tentakelhohlräume mit frei schwimmenden zelligen Gebilden erfüllt, die wir als Blutkörperchen bezeichnen können, da sie sich später auch in den Hohlräumen der Blutgefäßsinus vorfinden und auch im Tentakel die Rolle von respirierenden Blutzellen spielen. Ich habe diese respiratorische Funktion der fünf Primärtentakel bei den Jugendformen sämtlicher Echinodermenklassen beobachten können. Der Mechanismus der Zirkulation ist dabei der, daß die Wimpern der Wassergefäßwände die Zellen von der Basis zur Spitze der Tentakel emportreiben, und indem nun neue Zellen nachdrängen, die an der Spitze angelangten durch den Rückstrom im Zentrum des Hohlraums, wo kein Widerstand vorhanden ist, in den Ringkanal zurückgeführt werden.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Blutzellen losgelöste Epithelzellen der Hydrocölwandung sind, und daß ein ähnliches Verhalten für die Zellen gilt, die frei in der Leibeshöhle herumschwimmen. Zwar habe ich nicht direkt das Loslösen der Zellen von der Wandung beobachten können, doch gleichen sie in Größe und Form zu dieser Zeit weit mehr den Epithelzellen des Hydroenterocöls als beispielsweise den Mesenchymzellen. Auch ist ihr plötzliches, massenhaftes Auftreten in den Tentakeln kaum anders zu erklären, da doch das Wassergefäßsystem mit keinem anderen System direkt zusammenhängt. Mit der genetisch gleichwertigen Leibeshöhle kommuniziert es später durch die Poren der Madreporenplatte, und diese Art der Kommunikation soll zweifelsohne das Austreten von Zellen aus dem Wassergefäßsystem verhindern. Den gleichen Zweck haben die Madreporenplatten der anderen Echinodermenklassen, die die Flüssigkeit des Wassergefäßsystems in freie Kommunikation mit der Außenwelt oder dem Außenwasser setzen, dabei aber den Austritt von Blutzellen verhindern. Wir sehen daher die Zellen erst dann im Wassergefäßsystem auftreten, wenn der Rückenporus durch eine Madreporenplatte für Zellen unwegsam gemacht oder (wie bei den meisten Holothurien) oblitteriert ist.

Es wäre auch denkbar, die Blutzellen für frei wandernde Mesenchymzellen zu halten, die zu einer gewissen Zeit in die

Wassergefäßhohlräume einwandern, ihre Fortsätze einziehen und sich nun im Flüssigkeitsstrome treiben lassen. Diese Annahme könnte durch die Thatsache eine Stütze finden, daß die Blutzellen ihrerseits wieder imstande sind, in die Gewebe einzudringen und amöboid umherzuwandern. Diese Fähigkeit der Blutzellen habe ich in einer früheren Arbeit (32) näher erörtert.

Dagegen ist aber einzuwenden, daß zu der Zeit, wo die Blutzellen im Wassergefäßlumen auftreten, das Mesenchym größtenteils schon seine ehemalige, indifferente Beschaffenheit verloren hat und in ein Bindegewebe übergegangen ist. Auch gleichen die Blutzellen, wie erwähnt, in hohem Grade den Epithelzellen des Hydroenterocöls auf diesem Stadium. Später wird jenes Epithel mehr abgeflacht. Ferner sehe ich keinen Grund, zu bezweifeln, daß die abgelösten Epithelzellen ebensogut die Fähigkeit amöboider Bewegung erlangen können wie die Mesenchymzellen, die ja in letzter Linie auch nur abgelöste Zellen des Urdarms sind.

Das Wassergefäßsystem dient nicht allein als primitiver Zirkulations- und Respirationsapparat, sondern es bekommt in der jungen Synapta in ebenso hohem Maße lokomotorische Funktion. Man nennt es daher auch das Ambulacralsystem, eine Bezeichnung, die ich vermeide, da sie in einseitiger Weise die lokomotorische Funktion des Hydrocöls hervorhebt, die zirkulatorisch-respiratorische aber ganz ignoriert.

Während die zirkulatorische Bewegung im Hydrocöl in erster Linie durch die Wimperung der Gefäßwandung unterhalten wird, geschieht die Lokomotion durch Muskelaktion. In den verschiedenen Abschnitten des Hydrocöls bilden die Epithelien der Gefäßwandung Muskellamellen, die deutlich epithelialen Charakter besitzen, in den Primärtentakeln Längsmuskeln, am Ringkanal und der Poli'schen Blase Ringmuskeln. An den Körperwassergefäßen kommen einige Längsfasern, aber sozusagen nur in abortiver Form zur Entwickelung und verschwinden später wieder; der Steinkanal bleibt ohne Muskulatur.

Die Poli'sche Blase und der Ringkanal sind vermittelst dieser Muskulatur imstande, die Tentakel prall zu füllen und zu extendieren, die Längsmuskulatur der Tentakeln gestattet diesen sich zurückzuziehen und seitlich zu bewegen. Ein Klappenapparat, der die Tentakelhohlräume abschließen kann und der, wie ich gezeigt habe, dazu dient, die seitlichen Bewegungen und Knickungen des Tentakels zu ermöglichen (es können sich Teile seiner Längsmuskulatur kontrahieren, ohne eine Entleerung des Tentakels zu

bewirken), ist auf diesem Stadium noch nicht vorhanden. Wie ein Ansaugen der Tentakel erfolgt, ohne daß ein komplizierter Saugapparat vorhanden ist, habe ich schon wiederholt auseinandergesetzt.

Die Körperwassergefäße haben bei den fußlosen Holothurien nur zirkulatorische, nicht ambulatorische Funktion. Ich will im zweiten Teil dieser Arbeit erörtern, ob dies Verhalten als ein ursprüngliches oder als ein erst sekundär erworbenes anzusehen ist.

b) Enterocöl. Die Leibeshöhle der Synapta ist aus den beiden Cölomtaschen der Auricularia entstanden, die den Darm symmetrisch umwachsen haben und vorn zusammenfließen, hinten ihre Blätter aneinanderlegend einen einheitlichen Hohlraum gebildet haben, der sich im Tonnenstadium zur Leibeshöhle der Synapta aufgebläht hat. Das innere oder viscerale Blatt der vereinigten Taschen liegt dem Darm an, das äußere oder parietale Blatt ist dicht unter die Körperhaut zu liegen gekommen und wird von derselben nur durch eine Schicht mesenchymatösen Bindegewebes getrennt. Letzteres Blatt hat dabei die Körperwassergefäße und Nerven, die von außen anliegen, mittransportiert und ihnen die in Fig. 8 und 9, Taf. X dargestellte Lage gegeben. Die Stelle, wo beide Blätter auf der Dorsalseite der Larve ihre Platten aneinanderlegen, ist zum dorsalen Mesenterium geworden. Der Steinkanal ist ihm angeschlossen, aber es blieb zweifelhaft, ob er zwischen den beiden Blättern liegt oder dem linken Blatt seitlich angeschlossen ist. Die Leibeshöhle hat nach oben zu den Ringkanal und die Anfangsteile der Tentakelwassergefäße und Sekundärausstülpungen bis zum Kalkring umwachsen und diesen Teilen peritoneale Überzüge und Aufhängebänder geliefert. Über den Kalkring reicht die Leibeshöhle nicht hinaus und sendet auch keine Fortsetzungen in die Tentakelregion.

Zunächst bestehen die Blätter des Enterocöls aus einer einschichtigen Epithellamelle. Sowohl am äußeren wie am inneren Blatt wurden aber von den Zellen an ihrer Basis Muskelfibrillen abgeschieden, und zwar beiderseits zuerst Ringfasern, später Längsfasern. So kommt es, daß das viscerale Blatt eine äußere Längsmuskel- und innere Ringmuskelschicht produziert hat, das parietale umgekehrt außen Ringmuskeln, innen Längsmuskeln. Die Muskulatur des visceralen Blatts wird zur Darmmuskulatur. Nur der Vorderdarm behält seine mesenchymatöse Ringmuskulatur, die er noch von der Auricularia her besitzt. Eine äußere, epitheliale Längsmuskulatur wird ihm vom visceralen Blatt des Enterocöls geliefert.

Die innen von der mesenchymatösen Ringmuskulatur des Vorderdarms gelegene, ebenfalls mesenchymatose Längsmuskulatur der Larve (Taf. VIII, Fig. 4) mag sich auch noch in der jungen Synapta erhalten. Sie ist aber so unbedeutend entwickelt, daß ich sie zu dieser Zeit nicht mehr nachweisen kann.

Aus der Muskulatur des parietalen Blatts wird die Körpermuskulatur, und zwar entsteht zuerst die außen liegende Ringmuskulatur. Die später und nach innen davon gebildete Längsmuskulatur wird nicht in zusammenhängender Schicht ausgeschieden, sondern in Form von fünf isolierten Längsbändern, die gerade dort gebildet werden, wo außen Körperwassergefäße und -nerven dem parietalen Blatt anliegen. Dieses Lagerungsverhältnis hat die früheren Autoren zu dem Irrtum veranlaßt, die Wassergefäßwandung als die Bildungsstätte der Körpermuskulatur anzusehen. Erhöht wurde die Täuschung noch dadurch, daß auch das Epithel jener Gefäße einige vereinzelte Längsmuskelfasern produziert. Diese Fasern haben aber nichts mit den Längsmuskeln des Körpers zu thun, sie sind von ihnen von Anfang an durch die Ringmuskelschicht getrennt. Die Körperlängsmuskeln werden, wie diejenigen des Darms vom visceralen, ihrerseits vom parietalen Blatt des Enterocöls gebildet, und zwar nach Bildung der Ringmuskulatur.

Die zelligen Elemente der Enterocöllamellen platten sich ab und kleiden als ein dünner, einschichtiger Überzug sämtliche Organe, die in die Leibeshöhle zu liegen gekommen sind, also Darm und Wassergefäßring mit ihren Anhängen aus.

Im Inneren der Leibeshöhle finden sich frei schwimmende Zellen, die vollkommen den Blut- und lymphoiden Zellen gleichen. Aus dem Hydrocöl können sie nicht stammen, denn die Kommunikation zwischen Hydrocöl und Enterocöl wird durch die Madreporenplatte für Zellen unwegsam gemacht. Auch hier haben sie sich wahrscheinlich von der Enterocölwandung losgelöst und zeigen ein analoges Verhalten, wie die Zellen des Wassergefäßsystems.

Wie ich (32) gezeigt habe, verlassen diese Zellen in der ausgebildeten Synapta wieder die Leibeshöhle vermittelst der Wimpertrichters, in denen wir dann große Lymphstomata zu erblicken hätten, und beginnen von dieser Anfangsstation aus ihre Wandungen durch die Gewebe der Körperwand. In der jungen Synapta, die eben die Larvenentwickelung beendigt hat, sind die Wimpertrichter noch nicht vorhanden, auch habe ich keine Anlagen derselben auf diesem Stadium auffinden können. Das Gleiche gilt für die Geschlechtsorgane.

Produkte des Mesenchyms.

a) Bindegewebe. Das Mesenchym bildet sich aus Zellen, die sich von der Spitze des eben eingestülpten Urdarms aus dessen Epithel seitlich von zwei symmetrischen Stellen ablösen und in die Gallerte der Furchungshöhle auswandern. Fraglich ist noch, ob immer und regelmäßig nur zwei Zellen auswandern und durch Teilung das Mesenchym bilden, so daß man von zwei Urzellen des Mesenchyms sprechen könnte. Selenka, der sehr genaue Untersuchungen über diese Frage bei Synapta und bei anderen Echinodermen angestellt hat, bejaht diese Frage im Anschluß an Hatschek; Metschnikoff dagegen, der seinerseits ebenfalls zu den bedeutendsten Autoritäten für die Entwickelungsgeschichte der Echinodermen gehört, verneint sie ebenso entschieden.

Die Mesenchymzellen finden sich in der Auricularia in zwei Formen; erstens als vielfach verästelte, frei in der Gallerte liegende Zellen, die mit ihren Ausläufern diese Substanz durchsetzen und an vielen Stellen untereinander zusammenhängen; zweitens mehr abgeplattete Zellen, die unter dem ganz abgeflachten ektodermalen Epithel eine zusammenhängende Schicht ausmachen, für Wimperschnüre und Nervenstreifen halbrinnenförmige Scheiden bilden und sich auch an die Außenwand des Mittel- und Enddarms sowie an die Cölomtaschen anlegen. Am Vorderdarm bilden dieselben Zellen eine innere Längs- und äußere Ringmuskulatur, die einzige Muskulatur, die sich in der Auricularialarve vorfindet.

In der tonnenförmigen Larve wurde durch die merkwürdige Verkleinerung des ganzen Tiers die Gallerte verdichtet, und wenn sich die Leibeshöhle aufbläht, wird sie noch mehr zusammengepreßt. Allmählich bildet sich dann aus ihr ein zellenreiches, von vielfach sich kreuzenden Fibrillen durchsetztes Bindegewebe, und ist es in unserem Falle leicht zu beobachten, daß die Fibrillen zum Teil nichts anderes sind als die nunmehr gestreckt verlaufenden, massenhaft vermehrten Ausläufer der Bindegewebs-, ehemals Mesenchymzellen.

In dieser Form finden wir das Mesenchym als Bindegewebe in der jungen Synapta wieder. Es ist eingeschoben zwischen die Produkte des Ektoblasts und Hydroenterocöls einerseits und der letzteren Bildung und des primären Entoblasts anderseits. Auch kommt es vor, daß es zwischen die einzelnen Schichten dieser drei Blätter selbst eindringt.

b) Spaltbildungen im Mesenchym (Schizocöl). In Stadien, die wenig älter sind als die von mir (Taf. VI, Fig. 9) abgebildete junge Synapta, treten die ersten Spaltbildungen im Mesenchym auf. Es sind lakunäre Räume, die sich im Mesenchym der Darmwandung auf der ventralen und der dorsalen Seite entwickeln und als dorsales und ventrales Blutgefäß bezeichnet werden. Es sind bloße Spaltbildungen des Bindegewebes, welches das (primär-entoblastische) Darmepithel von dem visceralen Blatt des Enterocöls trennt. Letzteres Blatt hat sich am Darm in Ringmuskulatur, Längsmuskulatur und Außenepithel differenziert, wie ausführlich berichtet ist. Der dorsale Spaltraum hat sich dort entwickelt, wo Lamellen des visceralen Blatts, von rechts und links aufeinander zulaufend, sich aneinanderlegen, um das Mesenterium zu bilden. In dem Bindegewebe, das den kleinen Winkel ausfüllt, welcher hierdurch gebildet wird, entsteht der Spaltraum. In den Spalträumen liegen Blutzellen, die wahrscheinlich aus dem Hydroenterocöl ausgetreten sind, die Gewebe vermittelst ihrer amöboiden Bewegungen durchsetzt haben und sich an den betreffenden Stellen im Gewebe fester bestimmte Bahnen für ihre Wandungen angelegt haben. Ich sehe also die sogenannten Blutgefäße für Produkte der amöboid wandernden Blutzellen an, wenigstens phylogenetisch; ontogenetisch ist der Prozeß ihrer Bildung schwer oder gar nicht zu verfolgen, da sie so wenig scharf umschriebene, deutlich abgegrenzte Gebilde sind. Später vergrößert sich der Spaltraum immer mehr und treibt den äußeren Teil der Darmwandung, unter dem er gelegen ist, als einen nach außen erhabenen Streifen hervor. Dieser Teil der Darmwandung überzieht ihn auch mit einer Muskelschicht, und letztere wiederum verursacht die eigentümlich auf- und abwogende Bewegung der Blutgefäßwandung. Das Gefäß enthält nämlich in späteren Stadien nicht nur Zellen, sondern auch eine eigentümliche Flüssigkeit, die Blutflüssigkeit. Dieselbe ist reicher an Eiweißstoffen als die fast wasserdünne Flüssigkeit des Hydroenterocöls. In ihr schwimmen die Zellen, und da dieselben somit ihre Eigenbewegung aufgegeben haben, müssen sie durch Kontraktion der Wandmuskulatur fortgetrieben werden. Jene Muskulatur aber geht kontinuierlich in die Muskulatur der übrigen Darmwandung über.

Die sogenannten Blutgefäße der Echinodermen sind augenscheinlich sekundäre, erst spät erworbene Bildungen, wie auch schon ihr spätes entwicklungsgeschichtliches Auftreten und ihre ganze Bildungsweise beweist. Ursprünglich ist das Hydrocöl oder

Wassergefäßsystem der zirkulatorische Apparat. In dem Maße aber, als er die Funktion der Lokomotion übernimmt, giebt er diese seine zirkulatorische Funktion auf und tritt dieselbe successive an ein neues System ab, das sich sekundär als ein Lückensystem des Bindegewebes herausbildet. In je höherem Maße das Wassergefäßsystem bei einem Echinoderm zum Ambulacralsystem wird, um so weitere Ausbildung erfährt auch das neugebildete Schizocölsystem.

Sehr interessant sind in dieser Beziehung unsere Synaptiden. Hier hat das Wassergefäßsystem des Körpers keine lokomotorische Funktion und dient bloß der Zirkulation, hier hat sich deshalb auch kein Schizocölsystem (Blutgefäßsystem) in der Körperwandung ausgebildet, das sonst bei keinem Echinoderm fehlt. Diese interessante Frage wird uns im allgemeinen Teil noch weiter beschäftigen.

Mesenchymmuskulatur.

Nur die mesenchymatöse Ringmuskulatur (und innere Längsmuskulatur?) des Vorderdarms ist mit in die junge Synapta übergegangen; alle andere Muskulatur stammt aus dem Hydroenterocöl.

Kalkbildungen des Mesenchyms.

Es ist schon lange bekannt, daß alle Kalkbildungen der Echinodermen im Mesenchym ihre Bildungsstätte besitzen. In der citierten früheren Arbeit (32) habe ich die histogenetischen Details ihrer Entstehung und Bildung durch die Mesenchymzellen ausführlich erörtert.

Auf ihrer jetzigen Entwicklungsstufe besitzt die junge Synapta noch Kalkrädchen und Kalkkugeln (Taf. VI, Fig. 9), aber keine Anker und Platten. Die Entwicklung der Anker und Platten von Synapta inhaerens habe ich in fortlaufender Reihe abgebildet (32, Taf. X, Fig. 16 a—o). Ganz analog entwickeln sich später auch die entsprechenden Gebilde bei Synapta digitata. Die Kalkrädchen sind dann verschwunden.

Der Kalkring besteht bei der jungen Synapta erst aus zehn Stücken, nicht, wie später, aus zwölf. Von diesen Stücken sind zwei größer als die übrigen acht (Taf. XI, Fig. 6 d). Die Kalkringstücke liegen in den Interradien; zunächst waren nur fünf entwickelt, die genau interradial lagen. Als sich dann später noch fünf sekundär einschoben, kamen in jeden Inderradius zwei Kalkringstücke zu liegen, und ihre Lage ist daher als eine sekundär

adradiale zu bezeichnen. Die fünf Sekundärausstülpungen lagen den fünf zuerst entwickelten Kalkringstücken auf. Später machen sie mit den zugehörigen Kalkstücken die adradiale Verschiebung mit.

Die Madreporenplatte der jungen Synapta besteht aus einer halbmondförmigen Kalkleiste, die sich seitlich der Wandung des Steinkanals mitten in seinem Verlauf vom Ringkanal zum Rückenporus aufgelagert hat. Sie unterbricht damit den Verlauf des primären Steinkanals, dessen distales Ende nebst Rückenporus oblitteriert.

7. Die ausgebildete Synapta.

Die ausgebildete, geschlechtsreife Synapta unterscheidet sich in manchen Beziehungen von dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Tier, das eben die Larvenentwicklung vollendet hatte, und das wir als „junge Synapta" bezeichneten. Leider habe ich über die Art, wie die gleich zu erwähnenden Veränderungen und Neubildungen auftreten, keine direkten Beobachtungen anstellen können. Doch will ich die Differenzpunkte kurz aufzählen und mir erlauben, einige Vermutungen über den Modus ihrer Entstehung aufzustellen.

Tentakel und Körperwassergefäße.

Die junge Synapta besaß nur fünf wirkliche Tentakel, denn die fünf Sekundärausstülpungen der Larve hatten sich über den Kalkring nach abwärts geschlagen und waren zu den fünf Körperwassergefäßen geworden. Die ausgewachsenen Synaptiden besitzen nun ausnahmslos mindestens zehn, Synapta digitata sogar zwölf wirkliche Tentakel. Auf Taf. VIII, Fig. 1 ist die Anordnung des Wassergefäßsystems der jungen Synapta gegeben, und sind die später noch entwickelten fünf (Chirodota) Tentakel punktiert eingetragen. Aus diesem Schema geht hervor, daß die letzteren Tentakel wahrscheinlich nachträgliche Ausstülpungen der Anfangsstücke der Sekundärausstülpungen sind, die da entstehen, wo sich diese Gefäße über den Kalkring nach unten schlagen. Die Tentakel scheinen aber aus den Anfangsstücken so herauszuwachsen, daß sie mit ihrer Basis Insertion auch auf dem anderen adradialen Kalkstück desselben Interradius gewinnen. Dadurch kommt ihre Achse genau in den Interradius zu liegen. Am besten wird man sich dies aus dem Schema klar machen können.

Diese Anschauung von der Entstehung der fünf (oder 7) später auftretenden Tentakel der Synaptiden ist von mir durch theoretische Betrachtungen, nicht durch direkte Beobachtung

gewonnen, was ich hier scharf hervorheben möchte. Sie erscheint mir aber plausibel und wird auch durch die Thatsache gestützt, daß jene Tentakel mit den zugehörigen Körperwassergefäßen aus gemeinsamen Anfangsstücken entspringen.

Bei den pedaten Holothurien, welche als junge Tiere ebenfalls nur fünf Tentakel besitzen, und die ganz gleiche Anordnung des Wassergefäßsystems zeigen wie die Synaptiden, gehen nachträglich noch bedeutendere Veränderungen in dem den Mund umgebenden Teile des Wassergefäßsystems vor sich. Im allgemeinen Teil komme ich darauf zurück.

Die Körperwassergefäße bleiben bei der Fertigentwicklung der Synapta stets schwach ausgebildet; immer haben sie nur zirkulatorische Funktion. Deshalb bildet sich auch nicht sekundär ein zirkulatorisches System in der Körperwandung aus (Blutgefäße), wie bei den füßigen Holothurien.

Wimpertrichter.

Wimpertrichter in der Leibeshöhle entstehen erst relativ spät; sie fehlten noch vollkommen in der jungen Synapta. Über ihre Entstehung habe ich nichts ermitteln können, da mir immer nur die fertig gebildeten Organe zur Beobachtung gekommen sind. Über den Bau derselben und ihre mutmaßliche Funktion habe ich früher (32, p. 415) berichtet.

Entwicklungsgeschichtlich haben wir in ihnen wohl Produkte des Cölomepithels zu erblicken, und zwar nicht bloß, was den Stil der Organe, sondern auch was die eigentümlich gebogene Wimperplatte anlangt.

Geschlechtsorgane.

Ebenso unwissend wie über die Entstehung der Wimpertrichter sind wir über die Bildung der Geschlechtsorgane. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, daß es bisher noch nicht gelungen ist, die jüngsten Entwicklungsstadien dieser Organe aufzufinden und zu untersuchen. Die „junge Synapta“ läßt keine Spuren einer Anlage erkennen, die man als Anlage der Keimdrüse deuten könnte. In den späteren Stadien, etwa wie Hamann (5) sie als unreifen Keimschlauch beschreibt, ist das Organ schon als solches fertig angelegt. Vermutungsweise möchte ich diese unreifen Schläuche folgendermaßen deuten. Es sind sackartige Ausstülpungen der Cölomwandung in die Leibeshöhle. Außer der Cölomwandung ist auch Mesenchymgewebe mit ausgestülpt, und dieses nimmt, wenn man sich die oft dargestellte

Topographie vergegenwärtigt, das Innere des Sackes ein. In diesem zu innerst befindlichen Mesenchym hatte sich ein Spaltraum (Schizocöl) entwickelt, der später das Lumen des Sacks bildet. Die Wandung des hohlen Sacks oder Schlauches besitzt die sämtlichen Schichten der Cölomwandung selbst, nämlich zu äußerst das Epithel, dann Längsmuskelfasern, dann Ringmuskeln, endlich zu innerst das erwähnte mesenchymatöse Bindegewebe, welches zunächst den inneren Hohlraum begrenzt. Von dem außen liegenden Epithel des Cöloms haben sich nun Zellen abgelöst und sind durch die anderen Schichten hindurch bis an den inneren Hohlraum gewandert. Es sind die Bildungszellen der Geschlechtsprodukte (Eier und Sperma), die sogenannten Ureier. Später öffnet sich dann der Keimschlauch an seiner Anheftungsstelle durch die Körperwand hindurch nach außen.

So stelle ich mir die Genese des unreifen Keimschlauches nach Analogie der Bildung der Geschlechtsorgane bei anderen Tieren mit Enterocöl vor.

Kürzlich hat HAMANN (6) einige sehr interessante Notizen über „die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen" veröffentlicht. Trotz wertvoller Beobachtungen, welche in seiner Mitteilung enthalten sind, ist es vorderhand noch unmöglich, sich aus ihnen eine Gesamtvorstellung von der Entstehung der Geschlechtsorgane zu bilden. Die Hauptfrage, diejenige nach der Entstehung der Urkeimzellen und der Keimschläuche, beziehentlich der Genitalröhren, bleibt in seiner jetzigen Mitteilung noch unberührt, und will HAMANN über diesen Punkt in einer zweiten Mitteilung berichten. Bis diese oder andere Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane erschienen sind, müssen wir ein bestimmtes Urteil vertagen. Wir haben aber einigen Grund, zu vermuten, daß das Cölomepithel bei der Bildung der Keimzellen der Echinodermen eine ähnliche Rolle spielt, wie sie bei anderen Enterocöliern längst festgestellt ist.

Jedenfalls haben wir die Fragen nach der Entstehung der später auftretenden Tentakel, der Wimpertrichter und der Geschlechtsorgane vorläufig noch als offene in der Entwicklungsgeschichte unseres Tieres anzusehen.

ZWEITER ABSCHNITT.

Phylogenie der Echinodermen.

1. Der Stammbaum der Echinodermen.

Ich will in diesem Abschnitt zunächst analytisch verfahren und an der Hand der im ersten Abschnitt gewonnenen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkte prüfen, welche Stellung den Synaptiden im Stammbaum der Holothurien einzuräumen sei. Daran wird sich unmittelbar die Frage schließen, wie die Holothurien mit den übrigen Echinodermenklassen zu verknüpfen sind, und welches die verwandtschaftliche Stellung der letzteren zu einander ist. An das so gewonnene Resultat wollen wir dann als Prüfstein die Thatsachen der vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte legen und zusehen, ob dasselbe ohne Zwang mit jenen Thatsachen in Einklang zu bringen ist, und, was noch mehr sagen will, ob es dieselben in einleuchtender Weise erklärt. Zum Schluß wollen wir uns dann mit der Frage nach der Entstehung des Echinodermenstammes als solchem und seiner Ableitung aus einem anderen Tierstamm beschäftigen.

Stellung der Synaptiden unter den Holothurien.

Wir können die Frage nach der Stellung der Synaptiden im Stammbaum der Holothurien kurz so formulieren: Waren die Vorfahren der Synaptiden füßige Holothurien, ähnlich den jetzt lebenden pedaten Holothurien, oder aber stammen sie von fußlosen Vorfahren ab und haben sich aus solchen Vorfahren auch die füßigen Holothurien entwickelt?

Wenn wir die erste Frage bejahen und die Synaptiden von pedaten Holothurien, ähnlich den jetzt lebenden, ableiten, müssen wir notwendig eine bedeutende Rückbildung, eine durch Rückschritt verursachte Vereinfachung in ihrer gesamten Organisation annehmen. Diese Rückbildung würde sich besonders auf das Wassergefäßsystem, das Blutgefäßsystem und gewisse Anhangsorgane des Darms (die sogenannten Wasserlungen) erstrecken. Das Central-

nervensystem der Synaptiden zeigt dagegen sicherlich keinerlei Spuren von Rückbildung, ja es steht sogar hinsichtlich der höheren Ausbildung des physiologischen Zentralorgans, des Nervenrings, höher als das der Pedaten. Jener Nervenring ist aber auch entwicklungsgeschichtlich, wie wir gesehen haben, der Ausgangspunkt für die Bildung des gesamten nervösen Apparats. An Sinnesorganen sind die Synaptiden nicht ärmer, ja sie sind, was die Mannigfaltigkeit der Organe (Tastorgane, Geschmacksknospen, Otocysten) anlangt, reicher ausgestattet als die füßigen Holothurien. Freilich ist das Tastepithel ihrer Tentakelspitzen weniger hoch entwickelt.

Die relativ hohe Ausbildung des Nervensystems und der Sinnesorgane macht es uns von vornherein etwas schwer, in den Synaptiden hochgradig degenerierte Tiere zu erblicken, doch will ich auf diesen Punkt durchaus keinen besonderen Nachdruck legen.

Rückschreitende Entwicklung hat im Tierreich immer und allein seinen Grund in der Lebensweise. Vor allem die parasitische Lebensweise ist es, die tiefgreifende Rückbildungen in der gesamten Organisation hervorruft. In zweiter Linie führt Aufgabe der freien Ortsbewegung, die in den meisten Fällen durch Festheftung oder Festwachsen verursacht wird, zu degenerativer Ausbildung. Endlich kann unterirdische Lebensweise bis zu einem gewissen Grade Degeneration hervorrufen. Letztere Degeneration erstreckt sich dann gewöhnlich auf die Sinnesorgane, besonders die Sehorgane, die unbrauchbar werden, und zuweilen auf die Extremitäten, die beim Hineinschlüpfen in enge Spalten beim Durchzwängen des Körpers durch die Poren des Erdreichs hinderlich geworden sind.

Nur die unterirdische Lebensweise könnte es sein, die bei den Synaptiden die Rückbildung ihrer Organisation hätte verursachen können. Zwar habe ich früher (32, p. 280) schon auf die sehr deutliche und auffallende Mimicry des Meerbodens hingewiesen, die die Hautfärbung der größeren Species (S. digitata und S. hispida) aufweist, und die es höchst unwahrscheinlich macht, daß diese Tiere dauernd unterirdisch leben, da ihnen dann die Schutzfärbung doch ohne jeden Nutzen wäre. Auf der anderen Seite läßt sich aber nicht leugnen, daß die Synaptiden die Neigung haben, im Sande zu graben, daß sie dies besonders dann thun, wenn sie beunruhigt werden, daß sie es aber auch sonst lieben, den Körper in den Sand zu stecken und nur Kopf und Tentakel herauszustrecken.

Wenn es sich nun auch verstehen ließe, daß infolge dieser Lebensweise die sogenannten Füßchen rückgebildet worden seien, ist es doch überaus schwer einzusehen, wie die Vereinfachung der gesamten übrigen Organisation durch eine solche nur temporär unterirdische Lebensweise hervorgerufen sein soll.

Wenn wir auf diese Weise die anatomischen und biologischen Thatsachen vorurteilsfrei prüfen, ist eigentlich kein rechter Grund vorhanden, der es an und für sich wahrscheinlich machte, daß die Synaptiden rückgebildete Tiere seien. Dennoch haben die besten Kenner der Echinodermen, wenige Ausnahmen abgerechnet, dieser Anschauung gehuldigt und huldigen ihr noch. Es waren aber immer mehr Gründe allgemeinerer Natur, die jene Forscher dahin führten, die Synaptiden als in rückschreitender Entwicklung begriffen zu betrachten. Es waren Gründe, die sich aus den allgemeinen Vorstellungen ergaben, die man sich über die Abstammung der Holothurien überhaupt machte. Die ganze Klasse leitete man von füßigen Echinodermen ab; da mußten denn die fußlosen Holothurien, die Synaptiden, notwendigerweise rückgebildete Tiere sein.

Den besten Prüfstein hat man aber anzulegen vergessen, den Prüfstein, der für die Frage, ob ein Tier rückgebildet ist oder nicht, geradezu der entscheidende ist. Es ist die Entwicklungsgeschichte. Mag in neuerer Zeit der Wert dieser morphologischen Disziplin für die Entscheidung phylogenetischer Fragen auch oft arg überschätzt worden sein, so viel ist sicher, daß sie die beste Richterin in der Frage ist, ob die Organisation eines Geschöpfes sich in auf- oder absteigender Linie entwickelt. Und speziell für die Echinodermen ist sie unentbehrlich, wo sich die späteren Stadien so typisch, so sehr in allen Klassen übereinstimmend, so wenig cenogenetisch modifiziert entwickeln.

Kennen wir nun in der Synaptaentwicklung ein Organ oder mehrere, die angelegt, aber rückgebildet, die wenigstens mangelhaft ausgebildet würden, die sich nur als Rudimente fänden? Sprechen Gründe dafür, daß die Einfachheit der Synaptiden nachträglich durch Reduktion erworben worden ist?

Um zunächst die letztere Frage zu beantworten, so kann man ohne jede Einschränkung sagen, daß keinerlei entwicklungsgeschichtliche Gründe für diese Anschauung aufzufinden sind. Das Tier, das ich als „junge Synapta“ bezeichne, gleicht vollkommen der jungen Holothurie aus der Gattung Holothuria. Erst später entwickeln sich bei letzterer die größeren Komplikationen der

Organisation, die schildförmigen Tentakel, die Ambulacralfüßchen [1]), das kompliziertere Blutgefäßsystem, die Lungen. Bei der jungen Synapta werden niemals Spuren jener Bildungen angelegt. Bei ihrer Ausbildung zum vollentwickelten Tiere macht sie nur unbedeutende Veränderungen durch, sie bleibt sozusagen auf einem Stadium stehen, das wir bei Holothuria nur als Jugendstadium kennen.

Man könnte nun noch entgegenhalten, daß Synapta und Verwandte vielleicht geschlechtsreif gewordene Larven von pedaten Holothurien seien, etwa wie Siredon die geschlechtsreife Larve des Amblystoma. Wir haben aber absolut keinen Anhaltspunkt für diese Annahme, Synapta zeigt keinerlei Larvencharaktere, auch ist ihre Lebensweise von derjenigen der Holothurienlarven durchaus verschieden.

Wir können also getrost behaupten, daß keine anatomische und keine entwicklungsgeschichtliche Thatsache dafür spricht, die einfache Organisation der Synaptiden als durch Reduktion aus der komplizierteren der füßigen Holothurien entstanden anzusehen.

Aber vielleicht zwingen uns Gründe, die wir von höheren Standpunkten aus gewinnen, doch zu einer solchen Annahme. Vielleicht haben wir ganz unwiderlegliche Beweise dafür, daß die Holothurien als Klasse von höher organisierten Echinodermen, etwa von Echiniden abstammen? Dann wäre mit den einfach organisierten Synaptiden nichts anzufangen; da sie nicht die Zwischenglieder bilden könnten, müßten sie ein Endglied darstellen, und zwar ein stark rückgebildetes. Obwohl sich in der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tiere selbst keinerlei Anzeichen finden, die auf Rückbildung hindeuten, wären wir dann doch auf allgemeinere Gründe und Zusammenhänge hin genötigt, eine solche anzunehmen. Ich erkenne die Berechtigung einer solchen allgemeineren Betrachtungsweise vollkommen an. Es fragt sich aber: sind wir wirklich genötigt, die Holothurien von höher organisierten Echinodermen abzuleiten, ja liegt überhaupt eine Möglichkeit vor,

1) Lange Zeit hindurch hat man gemeint, die Interradialwassergefäße gingen bei den Synaptiden in späteren Entwicklungsstadien durch Rückbildung verloren. Doch wurde schon von Quatrefages (27), neuerdings von Hamann (5) die Persistenz jener Bildungen bei den ausgewachsenen Tieren nachgewiesen, und ich habe im ersten Abschnitt ausgeführt, daß sie bestehen bleiben, zwar keine ambulatorischen Anhänge entwickeln, aber ihre primäre Funktion, nämlich die zirkulatorische, beibehalten. — Bei Cucumaria wird relativ früh ein echtes Ambulacralfüßchen entwickelt.

dies zu thun? Die Erörterung dieser Frage soll uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

Stellung der Holothurien zu den übrigen Echinodermenklassen.

Es würde weitschweifig sein und zu Wiederholungen führen, wollte ich die Möglichkeit, die Holothurien mit anderen Echinodermenklassen zu verknüpfen, für jede einzelne Klasse gesondert besprechen. Die meisten Forscher nehmen an, daß die Echiniden den Holothurien am nächsten stehen, und diese Annahme hat manches für sich. Ich will also nur kurz die Unmöglichkeit nachweisen, die Holothurien von Echiniden, wie wir sie jetzt kennen, abzuleiten. Der Hauptgrund, der diese Unmöglichkeit bedingt, gilt auch für eine Verknüpfung mit anderen Echinodermenklassen. Gleichzeitig werden wir bei Diskussion dieser Frage auf eine einfache Lösung kommen, welche die Schwierigkeiten beseitigt und die Verwandtschaftsverhältnisse aller Echinodermenklassen zu einander befriedigend klarstellt.

Sämtliche Holothurien unterscheiden sich in dem Grundtypus ihrer radiären Gliederung von den Echiniden und den übrigen Echinodermen durch eine ganz fundamentale Eigentümlichkeit: ihre „Körperwassergefäße“ liegen adradial, diejenigen der übrigen Echinodermen radial. Die Radien werden bei allen Echinodermen durch fünf Ausstülpungen der gebogenen Röhre bestimmt, aus welcher sich später der Wassergefäßring bildet. Aus diesen fünf Ausstülpungen, die ich „Primärtentakel“ nenne, werden direkt die Körperwassergefäßstämme bei Asteriden und Crinoiden. Bei den Echiniden werden aus ihnen zunächst zwar fünf Primärtentakel, aber in deren Verlängerung, also auch radial, legen sich später die Körperwassergefäße an. Nur bei den Holothurien treten interradial gelegene Sekundärausstülpungen auf, und aus diesen bilden sich die Körperwassergefäße. Das ist ein ganz fundamentaler Unterschied, zumal auch das Nervensystem sich in seiner Lagerung dem Wassergefäßsystem durchaus anschließt. Überhaupt ist das Wassergefäßsystem das Organsystem der Echinodermen, von dem die radiäre Gliederung ausgeht, das die übrigen Organsysteme sozusagen beherrscht, das deshalb bei der anatomischen Vergleichung voranzustellen ist.

Es ist wohl kein Zweifel möglich, daß die primären und nicht die sekundären Ausstülpungen der Hydrocölröhre bei

den Holothurien den fünf Ausstülpungen der übrigen Klassen entsprechen. Dies geht aus verschiedenen Umständen klar hervor. Erstens aus der Zeit ihres Auftretens, die eine sehr frühe ist, und ihrer ansehnlichen Entwicklung, gegen welche diejenigen der Sekundärausstülpungen bedeutend zurücktritt. Ferner aber, und das ist wichtiger, aus der Art ihrer Weiterentwicklung. Die Primärtentakel der Holothurien entwickeln sich wie diejenigen der übrigen Klassen in derselben Richtung weiter, wie sie angelegt sind, das heißt, vom hinteren Körperpol hinweg nach vorn. Die Sekundärausstülpungen dagegen biegen sich um den Kalkring herum und laufen dann auf den hinteren Körperpol zu.

Am beweisendsten ist aber das Verhalten zum Steinkanal und zum Rückenporus (Madreporenplatte). Während derselbe bei sämtlichen anderen Echinodermenklassen interradial zu den Radien der Primärtentakel liegt, wie sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch die vergleichende Anatomie lehrt, würde er bei den Holothurien mit ihnen in denselben Radien also perradial liegen, wenn wir bei diesen die sekundär auftretenden Ausstülpungen als die Homologa der Primärtentakel der übrigen Echinodermen erklären wollten. Eine derartige Abweichung bei den Holothurien erscheint aber angesichts des im übrigen so konstanten Lageverhältnisses des Steinkanals ganz unwahrscheinlich, und zusammengehalten mit den anderen oben erwähnten Gründen ist die einzige Lösung der Frage die, die Primärtentakel der Holothurien mit den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen gleichzusetzen, die Sekundärausstülpungen aber für besondere Bildungen zu erklären. Merkwürdig ist nur, daß diese so augenfälligen Differenzen bisher den meisten Forschern entgangen sind. Allein Götte hat an verschiedenen Stellen (p. 627 und 631) seines gedankenreichen Werkes darauf hingewiesen, daß die Körperambulacren der Holothurien den Interradien der Sterne entsprechen.

So befremdend die Thatsache erscheinen mag, daß so ähnliche Gebilde wie die Ambulacralwassergefäße der Holothurien und der Echiniden nicht auch genetisch völlig homologe Bildungen sein sollen, so läßt sich doch an dieser Thatsache nicht zweifeln.

Sekundäre Ausstülpungen, wie bei den Holothurien, treten bei keiner anderen Echinodermenklasse auf, auch nicht bei den Echiniden, bei welchen die später auftretenden, paarigen Tentakel in ganz

augenscheinlicher Weise in der Verlängerung der unpaaren Primärtentakel liegen. Dies ist von LOVÉN (12 u. 13) und von mir selbst sicher beobachtet worden. Nach KROHN (10) sollen sich die fünf Primärtentakel der Echiniden noch vor dem Durchbruch des Mundes zurückbilden und endlich gänzlich verschwinden. Obwohl diese Angabe KROHN's durch keine neuere Beobachtungen bestätigt ist, ist sie doch durchaus glaubwürdig; auch ist diese Frage von untergeordneter Bedeutung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß, während bei den Echiniden das Körperwassergefäßsystem in der Verlängerung der Primärtentakel, also radial sich anlegt und in dieser Lagerung verharrt, bei den Holothurien sekundäre, interradial liegende Körperwassergefäße ausgebildet werden.

Es ist ganz unmöglich anzunehmen, daß die Holothurien sich aus echinidenähnlichen Formen entwickelten, welche ein radiales Körperwassergefäßsystem schon besaßen, daß jenes System sich bei ihnen rückgebildet hat, und daß dafür sekundär ein neues, interradial gelegenes entstanden ist. Wir werden vielmehr mit Notwendigkeit zu der Annahme gedrängt, daß beide Klassen sich voneinander abgezweigt haben, ehe überhaupt ein Körperwassergefäßsystem entwickelt war, mit einem Worte zu einer Zeit, wo das Hydrocöl nur aus Ringkanal und fünf Primärtentakeln bestand. Zu dieser Annahme sind wir um so mehr gezwungen, als die Primärtentakel sich bei den Holothurien erhalten und zu den definitiven Tentakeln werden, bei den Echiniden aber nur bei den Jugendformen sich finden, beim ausgebildeten Tier aber verschwunden sind. Wenn wir die Holothurien also von Formen ableiten, die den ausgebildeten Echiniden gleichen, müßten die schon verschwundenen Primärtentakel sich bei ihnen von neuem entwickelt haben. Alle Schwierigkeiten werden aber beseitigt, wenn wir die Abzweigung auf ein früheres, einfacheres Entwicklungsstadium verlegen, ein Stadium, das im jungen Echinus und mit geringen Modifikationen auch in der jungen Synapta erhalten ist, das wir auch in der Ontogenie der übrigen Echinodermenklassen wiederfinden, das mit einem Wort den Urtypus der Echinodermen lebend repräsentiert, von dem aus sich die verschiedenen Klassen divergent entwickelt haben.

Die Pentactulalarve.

Wenn ich hier eine Urform der Echinodermen als gemeinsamen Urtypus aufstelle und den Nachweis versuche, daß aus dieser Stammform sich die einzelnen Klassen divergent entwickelt haben, nicht, wie man bisher immer angenommen hat, eine aus der anderen, so bin ich in der glücklichen Lage, diesen Urtypus nicht als ein aus den wesentlichen Merkmalen der Echinodermenorganisation zusammengestelltes Schema künstlich konstruieren zu müssen, sondern ich finde ihn lebend als die Jugendform aller Klassen, eine Jugendform, von der durchaus kein Grund vorliegt, sie in irgend einer wesentlichen Beziehung für cenogenetisch verändert zu halten.

Die dipleuren Larven der verschiedenen Klassen, die wir als Bipinnaria, Pluteus, Auricularia etc. bezeichnen, weichen beträchtlich in ihrer Gestalt, selbst in gewisser Beziehung in ihrer Organisation (man denke an die beiden Nervenstreifen, die den Asteriden- und Echinidenlarven fehlen) voneinander ab. Was wir an der dipleuren Larvenform als palingenetisch, was als cenogenetisch aufzufassen haben, darauf komme ich weiter unten zurück. Die Endprodukte der Entwicklung, die sich uns als Asteride, Crinoide, Echinide, Holothurie präsentieren, zeigen ebenfalls, und in noch höherem Grade, schwerwiegende Abweichungen voneinander. Von diesem verschiedenen Ausgangspunkt (dipleure Larve) zu dem verschiedenen Endziel (fertiges Echinoderm) führt aber die Entwicklung fast ausnahmslos durch ein überraschend gleichartiges Zwischenstadium hindurch, ein Zwischenstadium, das überall die größte Übereinstimmung bezüglich seiner inneren Organisation aufweist, und für das, was die äußere Form anlangt, die Ähnlichkeit zwischen den Vertretern der verschiedenen Klassen ebenfalls eine sehr große ist, wenn das betreffende Stadium nicht allzu rasch durchlaufen wird, sondern eine Hauptstation in der Entwicklung ausmacht. Letzteres ist die Regel bei Holothurien, Echiniden und Crinoiden; nur bei den Asteriden wird das betreffende Stadium meist (nicht immer) rasch durchlaufen.

Die Entwicklungsphase charakterisiert sich dadurch, daß die dipleure Larve durch Ausbildung der fünf Primärtentakel die bilateral-symmetrische Gliederung mit der radiären zu vertauschen beginnt. Wichtig dabei ist, daß diese radiäre Gliederung sich zunächst nur auf ein Organsystem, das Wassergefäßsystem

erstreckt, dem fast unmittelbar das Nervensystem zu folgen beginnt. Die anderen Organsysteme (Darm und Leibeshöhle) zeigen sich noch unbeeinflußt von der beginnenden Strahlbildung.

Da dieses Entwicklungsstadium, das gleich noch näher definiert werden soll, von allen Echinodermen durchlaufen wird, und auf diesen Punkt hin die abweichenden dipleuren Larven konvergieren, um dann wieder divergente Entwicklungswege einzuschlagen, und da ferner dieses Stadium auch äußerlich in ganz bestimmten und eigenartigen Larven oder Jugendformen der verschiedenen Klassen seinen Ausdruck findet, so halte ich es für gut, dieser Larvenform einen besonderen Namen zu geben, und nenne sie Pentactula, während ich die bilateral-symmetrische Larve aller Klassen (Auricularia, Pluteusarten, Bipinnaria, Brachiolaria) als Dipleurula bezeichne.

Ich will damit ausdrücken, daß die Echinodermen, sofern nicht ihre Entwickelung cenogenetisch abgekürzt ist, zwei Larvenstadien durchlaufen, ein bilateral-symmetrisches und ein bilateral-radiales (amphipleures). Besonders während des letzteren ist die innere und äußere Übereinstimmung zwischen den Larven der verschiedenen Klassen eine bedeutende.

Soll eine allgemeine Definition der Pentactulaform gegeben werden, so hätten wir uns ein Geschöpf vorzustellen, dessen vorderer Körperpol durch die Mundöffnung bezeichnet wird. Um den Mund stehen fünf Tentakel; sie sind bedingt durch Ausstülpungen des Wassergefäßringes, der den Schlund umkreist. Über den Ausstülpungen bildet die äußere Haut ein verdicktes Sinnesepithel. Aus dem Ringkanal des Wassergefäßsystems führt ein Kanal zur Körperoberfläche des Echinoderms, und dieser Kanal, der primäre Steinkanal, mündet durch den Rückenporus frei nach außen. Der Porus heißt deshalb Rückenporus, weil er sich in den bilateralen Jugendstadien der Echinodermenlarven stets auf der Dorsalseite befindet. Vor dem Wassergefäßring umgiebt ein Nervenring den Schlund; er entsendet fünf Nerven zu den Primärtentakeln. Die Nerven liegen den Tentakeln an deren Innenseite (der Mundöffnung zugekehrten Seite) an. Sie sowohl wie der Nervenring, dessen Derivate sie sind, liegen oberflächlich im Ektoderm, aus dem sie herstammen. Der Darmkanal besteht aus Schlund, Mitteldarm und Enddarm. Der After liegt auf der Ventralseite der ehemaligen Larve, er kann dem Munde näher oder ferner rücken, so daß er in seine nächste Nähe innerhalb des Primärtentakelkreises zu liegen kommt, oder so fern,

daß er an den hinteren Körperpol gerückt erscheint. In dieser Beziehung scheint große Veränderlichkeit zu herrschen, und ist die Lage des Afters bei der vergleichenden Betrachtung deshalb von untergeordneter Bedeutung. Ich komme später noch einmal darauf zurück.

Zwischen Darm und Körperwand befindet sich die weite Leibeshöhle, die dadurch entstanden ist, daß zwei symmetrische Darmausstülpungen, die Cölomtaschen, den Darm umwachsen und sich dann aufgebläht haben. Ihr parietales Blatt liegt der Körperwandung, ihr viscerales dem Darm an. Ventralwärts sind die Blätter dieser paarigen Bildungen vollkommen verschmolzen, so daß hier die Leibeshöhle einen einheitlichen Hohlraum vorstellt [1]). Dorsalwärts dagegen haben sie ihre Blätter zu einem dorsalen Mesenterium zusammengelegt, das den dorsalen Teil der Leibeshöhle in zwei Hälften teilt und ein deutliches Merkzeichen der bilateral-symmetrischen Entstehung des Cöloms abgiebt.

Mit dem Mesenterium und seinen Blättern angeschlossen läuft der primäre Steinkanal von dem Wassergefäßringkanal zur Körperwand. Er entspringt aus dem Ringkanal zwischen der Abgangsstelle zweier Primärtentakel. Wenn wir übereinkommen, durch die Lage letzterer die Radien (oder Perradien) zu bestimmen, so liegt Steinkanal, Rückenporus und Mesenterium mithin interradial. Durch dies Verhalten ergiebt sich eine Symmetrieebene für die Pentactulalarve, ein Verhalten, welches dadurch entstanden ist, daß die ehemalige bilaterale Symmetrie bei dem Übergang in den radiären Typus nicht vollständig beseitigt ist, so daß wir eigentlich von einem bilateral-radiären (amphipleuren) Typus sprechen müssen. Diese Ebene geht an der Dorsalseite der Pentactula (solange der Darm keine stärkeren Windungen macht, wie er es bei der Antedonpentactula thut) durch das dorsale Mesenterium, schneidet den Darm in der Mittellinie und dann ebenso einen Primärtentakel, der durch dieses Lageverhältnis vor den anderen vier Tentakeln als ventraler Tentakel ausgezeichnet ist.

---

1) Eine Ausnahme hiervon scheinen die Crinoiden zu machen, da bei den Antedonlarven die beiden Cölomsäcke auch ventralwärts nicht ineinander übergehen, sondern ihre Wandungen aufeinanderlegen, so daß es zur Bildung eines ventralen Mesenteriums kommt.

Auf Tafel XII habe ich Pentactulalarven aus der Klasse der Crinoiden, Echiniden, Holothurien und Asteriden zusammengestellt, die ersteren drei nach eigenen Beobachtungen, die Asteridenpentactula halbschematisch nach Beschreibungen und Abbildungen verschiedener Autoren.

Die Jugendform der Crinoiden (Taf. XII, Fig. 3) ist auf einem Stadium abgebildet, auf welchem sie 15 Tentakel besitzt. Auch sie besitzt deren aber anfangs nur fünf. Der Steinkanal ist ursprünglich, wie man sieht (und wie Ludwig zuerst entdeckt hat), einfach. Er mündet, wie Perrier (25, p. 432) angiebt, bei jüngeren Exemplaren als das abgebildete direkt durch einen Rückenporus nach außen und bietet demnach ursprünglich genau dasselbe Verhalten dar, wie alle anderen Pentactulalarven. Auf dem von mir abgebildeten Stadium ist schon eine sekundäre Veränderung eingetreten. Der Steinkanal mündet jetzt in einen Zipfel der Leibeshöhle (Taf. XII, Fig. 3 *Tr*) und erst indirekt durch einen Porus dieses Zipfels oder Trichters (*kp*) nach außen. Wie man sieht, unterscheidet sich die Antedonlarve sonst in nichts von der gewöhnlichen Pentactulaform als durch das Vorhandensein der Anlage des dorsalen Organs und dadurch, daß sich der Darm in starkem Bogen herumwindet. Durch diesen Umstand hat denn auch das Mesenterium seine ursprünglich vertikale Lage mit einer horizontalen vertauscht.

Die Echiniden scheinen sämtlich ein Pentactulastadium zu durchlaufen, ganz gleich ob sie sich aus einer Dipleurulalarve (Pluteus) oder direkt ohne pelagische Larvenform (wie zum Beispiel Abatus) entwickeln. Die Pentactulastadien sind von Krohn (10, 11), J. Müller[1]) und Lovén (12, 13) wiederholentlich beobachtet worden. In Neapel hatte ich selbst nicht selten Gelegenheit, Pentactula von Echiniden zu untersuchen. Leider habe ich das meiste Material zur Untersuchung der Stachelentwicklung aufgebraucht. Figur 4 auf Taf XII ist nach dort entworfenen Skizzen gezeichnet. Letztere wurden angefertigt, ohne daß der Gedanke vorlag, sie könnten später publiziert werden; sie sind deshalb ziemlich flüchtig. Aus diesem Grunde sind einige Details

---

1) J. Müller, Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abh. d. Berl. Akademie 1846. Über die Gattungen der Seeigellarven. Ibidem 1855.

ganz fortgelassen worden. Ich habe ein sehr junges Stadium gewählt, bei welchem Mund und After noch nicht nach außen durchgebrochen sind, weil ältere Stadien schon neue Tentakel (oder Füßchen) besitzen, die paarig hinter den Primärtentakeln auftreten. Sie gehen aus Wassergefäßkanälen hervor, die sich in der Verlängerung der Primärtentakel, aber in einer Verlängerung nach rückwärts gegen den Aboralpol hin aus dem Wassergefäßring hervorstülpen.

Figur 2, Tafel XII zeigt das Jugendstadium unserer Synapta. Es stimmt in seiner Organisation vollkommen mit den Pentactulalarven der pedaten Holothurien überein. Das von mir gewählte Stadium hat das Pentactulastadium eigentlich schon überschritten, da die den Holothurien eigentümlichen Sekundärausstülpungen des Wassergefäßringes (Körperwassergefäße) und in ihrer Begleitung die Körpernerven und Körperlängsmuskeln dem Körperstamme selbst eine radiäre, und zwar interradiale Gliederung aufgeprägt haben. Ich habe aber dieses und nicht ein früheres Stadium, auf welchem solche Abweichungen vom Pentactulatypus fehlen würden, zur Vergleichung gewählt, da speziell dieser Zustand morphologisch und biologisch einen Wendepunkt in der Synaptaentwickelung bezeichnet, und das Tier lange in demselben verharrt.

Besonderer Erklärung bedarf die Asteridenpentactula Figur 5, Tafel XII, da sie nicht nach der Natur gezeichnet, sondern schematisch von mir nach den Abbildungen und Beschreibungen verschiedener Autoren kombiniert ist. Für die Körperform habe ich die von J. Müller mehrfach (20, 21) beobachtete „wurmförmige Asterienlarve" gewählt, weil sie entschieden in ihrer Form den Pentactulatypus am besten ausdrückt; doch hätten auch andere Asteriden- und Ophiuridenlarven dieselben Verhältnisse der Körperform, wenn auch weniger deutlich, wiedergegeben. Die inneren Organe habe ich eingetragen, wie sie nach den Beobachtungen von J. Müller, Metschnikoff, Ludwig und anderen für dieses Stadium charakteristisch sind. Zu bemerken ist, daß gewöhnlich schon auf diesem Stadium der Darm Ausstülpungen in die fünf Hervorwölbungen zu treiben beginnt, welche durch die starke Entwickelung der Primärtentakel hervorgerufen sind und in welche sich schon jetzt Divertikel der Leibeshöhle mit hineinerstrecken. Auf meinem Schema habe ich den Darm noch als einheitliches Rohr abgebildet. Die Mundöffnung und der After sind eben im Begriff durchzubrechen.

Pentactulalarve und Stammform der Echinodermen.

Haben wir nun in der Pentactulalarve einen allgemein wichtigen, unverfälschten Entwickelungszustand zu erblicken, der uns gestattet, auf gewisse Stammeltern der Echinodermen Rückschlüsse zu machen, ist mit einem Wort das Pentactulastadium ein palingenetisches, oder aber sind derartige Rückschlüsse unberechtigt, sind die Übereinstimmungen zwischen den Pentactulalarven verschiedener Klassen unwichtige oder gar nur zufällige, ist das Stadium ein cenogenetisch modifiziertes? Diese Frage wird die Grundfrage für die von mir zu entwickelnden Anschauungen bilden; sie darf aber nicht von einem, sondern muß von den verschiedensten Gesichtspunkten aus erörtert werden. Wenn sich nachweisen läßt, daß keinerlei direkte Thatsachen für die cenogenetische Natur der Pentactula sprechen, daß ferner, wenn wir eine pentactulaähnliche Form, die man Pentactaea nennen könnte, als Stammform der Echinodermen annehmen, sich aus einer solchen Stammform die verschieden Klassen in ungezwungener und auch durch die Entwickelungsgeschichte thatsächlich vorgezeichneter Weise ableiten, wenn sich endlich mit einer derartigen Ableitung die vergleichend-anatomischen Thatsachen in Einklang bringen lassen, ja durch dieselbe viele dunkele Punkte der vergleichenden Anatomie der Echinodermen in einleuchtender Weise erklärt werden, dann, meine ich, ist der Beweis für die palingenetische Natur der Pentactulalarve mit der Sicherheit erbracht, die sich in phylogenetischen Fragen überhaupt erreichen läßt. Ich fasse meinen Standpunkt in folgenden Sätzen zusammen und behaupte:

1. Die Pentactulalarven zeigen an und für sich betrachtet nichts, was man als cenogenetische Bildungen deuten könnte.

2. Nimmt man an, daß die Stammform der Echinodermen ein Geschöpf gewesen ist, das in seiner äußeren Form und seiner inneren Organisation große Ähnlichkeit mit den Pentactulalarven besessen hat (Taf. X, Fig. 1), so lassen sich leicht und ungezwungen aus einer solchen Stammform, die man Pentactaea nennen könnte, die sämtlichen Echinodermenklassen ableiten.

3. Eine derartige Ableitung steht mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie in Einklang und liefert sogar den Schlüssel zu manchen ungelösten Fragen.

Es wird nun meine Aufgabe sein, meine Gründe für diese Behauptungen beizubringen. Ich werde die drei Thesen der Reihe nach erörtern und in diesem Abschnitt zunächst nur auf die erste eingehen, da dieselbe eine mehr relative Bedeutung hat und sich kürzer abthun läßt als die beiden anderen. Im folgenden Abschnitt gehe ich auf die zweite Frage ein, deren Beantwortung die Grundzüge der Phylogenie der Echinodermenklassen liefert. Der Beantwortung der dritten Frage, die sozusagen die Probe auf das Exempel abgeben wird, soll dann das ganze nächste Kapitel gewidmet sein.

Zu Punkt 1 bemerke ich folgendes. Es ist mir nicht gelungen, irgend eine Eigentümlichkeit in der Organisation der Pentactulalarven zu entdecken, die man als eine cenogenetisch veränderte bezeichnen könnte, die auch nur einen Zweifel in dieser Beziehung Raum gäbe. Wenn dies ein Schluß per exclusionem zu sein scheint: „weil nichts Cenogenetisches zu finden ist, deshalb ist alles palingenetisch", und wenn man solche Argumente nicht gelten lassen will, so ist doch der Umstand, daß die Pentactula keine „Anlagen" mehr enthält, sondern daß die meisten Organe als solche — wenn auch in einfachster Form — schon ausgebildet sind und physiologische Funktionen versehen, ein starker positiver Beweis. Noch wichtiger aber scheint mir die schon oben hervorgehobene Convergenz zu sein, die die verschiedenartig gebauten Dipleurulalarven auf das Pentactulastadium hin erkennen lassen, um dann wieder bei der Entwickelung zum ausgebildeten Echinoderm stark zu divergieren.

Auch das ist wichtig, daß Formen, deren bilaterales Entwickelungsstadium durch Abkürzung stark modifiziert ist (von Echiniden Abatus, von Holothurien Holothuria, von Asteriden Asterina gibbosa, Echinaster Sarsii), doch ein gut ausgeprägtes Pentactulastadium durchlaufen, dieser Zustand also unbedingt den festesten, unverrückbarsten Punkt in der ganzen Echinodermenentwickelung ausmacht.

Die divergente Entwickelung der Echinodermenklassen aus der Stammform.

Ich komme nun zu meiner zweiten Aufstellung. Gesetzt den Fall, die Pentactulalarve repräsentiert ein Stadium, das bei der

phylogenetischen Entwickelung des Echinodermenstammes durchlaufen wurde, ist es uns dann möglich, die Entstehung der verschiedenen Echinodermenklassen aus einer so organisierten Stammform leicht einzusehen und an der Hand der Entwickelungsgeschichte zu erläutern? Nehmen wir eine Form, wie ich sie in Tafel XII, Figur 1 als hypothetische Stammform (Pentactaea) abgebildet habe, als Ausgangspunkt an, wie haben sich dann aus ihr die verschiedenen Echinodermenklassen entwickelt?

Es kann für mich gar kein Zweifel obwalten, daß die vier (oder besser fünf) lebenden Echinodermenklassen schon von diesem frühen Ausgangspunkt her verschiedene Wege der Entwickelung eingeschlagen, von hier aus divergiert haben. Der Grad der Divergenz in den verschiedenen Klassen ist verschieden, häufig sind auch ähnliche Wege eingeschlagen worden; die echten Homologieen der Klassen wurzeln aber in der Pentactula, darüber hinaus überwiegen die Abweichungen und besonderen Eigentümlichkeiten der Ausbildung das neu erworbene Gemeinsame so bedeutend, daß die frühe Divergenz nicht allein ein Postulat der Entwickelungsgeschichte, sondern auch der vergleichenden Anatomie ist.

Wenn aber auch, wie sich deutlich erkennen läßt, alle fünf Klassen schon bei der Abzweigung von der Stammform divergiert haben, so haben doch Crinoiden, Asteroiden und Ophiuriden in einem Hauptpunkt eine übereinstimmende Richtung der Entwickelung eingeschlagen. Betrachten wir die Stammform, so können wir zwei Hauptregionen des Körpers unterscheiden: den eigentlichen Körperstamm, der die wichtigsten Organe (Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane) trägt einerseits und andererseits die fünf Primärtentakel. Letztere sind ursprünglich nichts als fünf hohle Ausstülpungen des Wassergefäßringes, welche einen Epidermisüberzug tragen. Die Hauptdivergenz in der Entwickelung der fünf Klassen liegt nun in der wechselnden Ausbildung dieser beiden Regionen, Körperstamm und Primärtentakel, zu einander. In einem Typus erhält sich das Verhältnis von Körperstamm zu den Primärtentakeln in nahezu derselben Ausbildung, wie wir sie in der Stammform vorfinden. Es ist dies der Typus der Holothurien, die ich, weil ihr Tentakelsystem im wesentlichen eine Ausstülpung des Wassergefäßringes mit Hautüberzug geblieben ist, Angiochiroten nennen will. Bei einem zweiten Typus schwindet die durch die Primärtentakel gekennzeichnete Region ganz, und im ausgebil-

deten Tier finden wir nur den Körperstamm wieder. Es ist der Typus der Echinoiden, den ich als den der Achiroten bezeichnen will.

Im dritten Typus endlich sehen wir wichtige Organsysteme, vor allem die Leibeshöhle, bei einigen Formen auch successive die Geschlechtsorgane und den Darm mit in die Tentakelregion hineingezogen, die dadurch Schritt für Schritt größere Bedeutung und Selbständigkeit gewinnt. Es ist der Typus der Crinoiden, Ophiuriden, Asteroiden, die ich, weil bei allen die Leibeshöhle sich in die Tentakelregion hinein erstreckt, Cölomachiroten nenne.

Ganz ähnliche Anschauungen vertritt GÖTTE (4), wenn er sagt: „Die Tentakelanlagen der oralen Seite der sich entwickelnden Larven ergeben eine andere Strahlgliederung als die aborale Körperhälfte und stehen mit der letzteren in einem Wechselverhältnis der weiteren Ausbildung. Die zu Armen anwachsenden Tentakelanlagen der Asterien und Ophiuren reduzieren die aborale Körperhälfte (dorsales Scheibenzentrum) und übertragen ihre eigene Anordnung auf den ganzen Organismus. Bei der geringen Entwickelung der ursprünglichen Tentakelanlagen der Holothurien erhalten deren aborale Körperhälften das Übergewicht, so daß auch die Strahlgliederung der letzteren, welche die Interradien der Sterne vertritt, allein zum Ausdrucke des typischen Baues dient. Comatula neigt in den frühesten Entwicklungsperioden zu der letzteren Form, später schließt sie sich den übrigen Sternen an. Die Seeigel nehmen in der Entwickelungsgeschichte wie im fertigen Zustande eine besondere Mittelstellung zwischen den Sternen und Holothurien ein.“

Ich will nun im folgenden eine Einteilung und Charakterisierung der fünf lebenden Echinodermenklassen auf Grund der bis hierher gewonnenen Gesichtspunkte versuchen; ich berücksichtige dabei aber im spezielleren nur die uns hier interessierenden Organisationsverhältnisse.

I. Typus Angiochirota.

Holothurioidea. Primärtentakel erhalten, numerisch vermehrt, stellen einfache Ausstülpungen des Wassergefäßsystems dar, die einen Epidermisüberzug (Sinnesepithel) tragen. Die Tentakel werden an ihrer Basis durch interradial (resp. adradial) gelegene Kalkstücke, sog. Kalkring, gestützt. Wassergefäße und Nerven des

Körperstammes liegen interradial (resp. adradial). Die inneren Organe, wie Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane, zeigen keine radiäre Gliederung.

II. Typus Achirota.

Echinoidea. Primärtentakel der Jugendform im ausgebildeten Tiere rückgebildet. In ihrer Verlängerung gegen den hinteren Pol, also perradial, die fünf Körpergefäße nebst Nerven. Geschlechtsorgane in radiärer Anordnung.

III. Typus Cölomachirota.

Cölom erstreckt sich in die Tentakel, die man nun als Arme bezeichnet. Radiärer Typus am höchsten ausgebildet und auf die meisten Organe ausgedehnt.

1. Crinoidea.

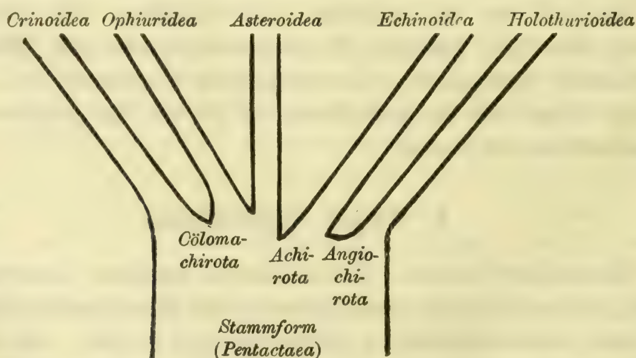
Geschlechtsorgane mit in die Arme übernommen. Darm zeigt keine radiäre Gliederung. Bleibend oder in der Jugend gestielt.

2. Ophiuridea.

Geschlechtsorgane und Darm auf Körperstamm (Scheibe) beschränkt, radiär gegliedert.

3. Asteroidea.

Fortsetzungen der Leibeshöhle, des Darms und der Geschlechtsorgane erstrecken sich in die Arme. Radiärer Typus und damit Dezentralisation am höchsten entwickelt.



2. Homologieen unter den Klassen, vergleichend-anatomisch und vergleichend-entwickelungsgeschichtlich begründet.

Einleitung (Stellungnahme zur Paläontologie).

Dieses Kapitel soll Beweise für meine dritte These beibringen, daß nämlich eine derartige Ableitung der Echinodermenklassen von der pentactula-ähnlichen Stammform, wie ich sie oben versucht habe, mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie ebenso im Einklange steht, wie mit der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, daß sie sogar den Schlüssel zu manchen bisher ungelösten Fragen liefert und uns den richtigen Weg zeigt, um zu erkennen, was in der Organisation der verschiedenen Klassen als wirklich homolog, was dagegen als bloß analog aufzufassen ist.

Wenn wir die Verwandtschaftsverhältnisse ganzer Klassen und Tierstämme ergründen wollen, haben wir bei unseren Erwägungen die Materialien, die uns die vergleichende Anatomie, die vergleichende Entwickelungsgeschichte und die Paläontologie liefert, in gleichmäßiger Weise zu verwerten. Es wird daher vielleicht auffallen, daß ich in der Überschrift zu diesem Abschnitt nur eine Berücksichtigung der beiden ersten morphologischen Disziplinen ankündige, auf die Unterstützung und die Kontrolle der Paläontologie aber ganz verzichte. Natürlich habe ich mich, soweit dies immer in meinen Kräften stand, mit den paläontologischen Thatsachen bekannt zu machen gesucht, die für unser Thema, das heißt für die Frage nach den Beziehungen der Echinodermenklassen zu einander, irgend einen Beitrag zu liefern scheinen. So vortreffliche, scharf faßliche Anhaltspunkte die Paläontologie uns nun aber bei der Ergründung der Verwandtschaften innerhalb gewisser Klassen liefert (vor allem der Echinoideen und der Eucrinoiden), so gänzlich unvermögend ist sie bis jetzt gewesen, irgendwie befriedigende Handhaben für die Verknüpfung der Klassen untereinander zu liefern.

Zunächst muß ich hier gegen einen Gebrauch auftreten, der in vielen paläontologischen Lehrbüchern und auch Spezialarbeiten herrscht, nämlich Klassen und Ordnungen, die in älteren Schichten auftreten, ohne weiteres als ältere gegenüber solchen zu bezeichnen, die erst in jüngeren Schichten gefunden werden. Hier besteht ganz allgemein ein Trugschluß. Man hat wohl das Recht, zu sagen: die cambrischen Crinoiden sind älter als die obersilurischen und devonischen, aber nicht, weil Crinoideen im

Cambrium auftreten, Echinoideen dagegen erst im Untersilur, sind die Crinoideen eine ältere, das heißt, früher entstandene Klasse als die Echinoideen. Das wäre grundfalsch. Das frühere oder spätere geologische Auftreten gestattet in vielen Fällen allein einen Rückschluß auf die Zeit, wo in einer Gruppe ein erhaltungsfähiges Skelett entstanden ist, nicht auf das Alter der Gruppe selbst. Wenn, wie ich es annehme, die pentactulaähnliche Stammform der Echinodermen kein festes Skelett besaß, sondern ursprünglich vielleicht gar kein Skelett, später zerstreute Spicula und Rädchen, wie heutzutage noch die Holothurien, so sagt uns die Paläontologie nur: ein festes Skelett hatte sich bei den Cystoideen und Eucrinoideen sowie bei den Asteroideen in oder wahrscheinlich vor dem Cambrium entwickelt, bei den Echinoideen (Untersilur) und Blastoideen (Obersilur) aber erst später. Bei den Holothurioideen ist ein solches überhaupt nicht zur Entwickelung gekommen, so daß fossile Reste so gut wie vollkommen fehlen. Sollen wir annehmen, die Holothurien seien erst im Lias oder weißen oder braunen Jura entstanden, weil sich bis jetzt erst in jenen Schichten Reste gefunden haben, die mit einiger Sicherheit auf fossile Holothurien bezogen werden dürfen? Ich glaube, kein vorurteilsfrei urteilender Naturforscher wird einen solchen Schluß wagen.

Wenn wir mit ziemlicher Sicherheit aus den paläontologischen Befunden schließen dürfen, die Klasse der Säugetiere sei ungefähr zu der und der Zeit entstanden und habe vor jener Zeit nicht existiert, so ist dieser Schluß berechtigt, weil wir alle überzeugt sind, daß die Vorfahren der Säugetiere ein Wirbeltierskelett besessen haben, weil wir wissen, daß solche Skelette erhaltungsfähig sind und von Vertebratenklassen, die wir aus vergleichend-anatomischen Gründen für phylogenetisch älter als die Säugetiere halten müssen, schon in paläozoischen Schichten gefunden werden. Etwas ganz anderes ist dagegen das geologische Auftreten bei Tierklassen, die, wie ich annehme, sämtlich von einer skelettlosen Form oder doch von einer Form ohne erhaltungsfähiges Skelett abstammen.

Somit gewährt uns die Paläontologie keine Handhabe, das phylogenetische Alter der Echinodermenklassen zu bestimmen.

Ebensowenig liefert uns die Paläontologie Zwischen- oder Übergangsformen zwischen den verschiedenen Klassen. Was man als solche erklärt hat, hält in keinem einzigen Falle einer gründlichen und durchgeführten Prüfung Stand.

Die Paläontologie liefert uns häufig unschätzbare Beiträge, um den Entwickelungsgang einer Formenreihe zu verstehen. Erstens ist aber dann nötig, daß wirklich eine Formenreihe aufzustellen ist (wie z. B. bei Equus), und ferner, daß die einzelnen Glieder offenbar in ihrer Organisation nicht weit von den recenten Formen abweichen, so daß man mit einiger Sicherheit aus dem Skelett auf ihren inneren Bau, ihre gesamte Anatomie Rückschlüsse machen kann. Wo dies aber nicht der Fall ist, wo recente Repräsentanten fehlen und der innere Bau infolgedessen ganz unklar oder Gegenstand der willkürlichsten Konjekturen ist, also bei den isoliert stehenden fossilen Gruppen, den Graptoliten, den Trilobiten, in gewissem Sinne auch den Ammonoideen, von denen es immer noch zweifelhaft ist, ob sie tetrabranchiate oder dibranchiate Cephalopoden sind, da ist es besser, von einer Verwertuug solcher Gruppen bei phylogenetischen Untersuchungen ganz abzusehen.

Ich vertrete diese Ansicht nicht deshalb, weil eine vorurteilsfreie phylogenetische Deutung, die man den Cystoideen und Blastoideen zu Teil werden ließe, meinen Ansichten über den Stammbaum der Echinodermenklassen im mindesten widerspricht. Am Schlusse einer paläontologischen Untersuchung, die auch die embryologischen Thatsachen berücksichtigt, kommt J. Walther (36) zu folgenden Schlüssen, die, wie leicht ersichtlich, sich ungezwungen mit meinen Anschauungen vereinigen lassen:

„Die Gruppe der Pelmatozoen entstand im Vorcambrium aus einer gestielten Stammform. — — Durch festsitzende Lebensweise entstand die radial gebaute, holosymmetrische Form, als deren nur wenig abgeleiteten Vertreter wir die älteste bekannte cambrische Pelmatozoengattung Macrocystella mit ihrem oralen Pinnulakranz betrachten dürfen. Von diesem Stadium gehen zwei Formenreihen auseinander. Einerseits die Cystoiden, ohne entwickelte pinnulatragende Arme, meist mit inneren Geschlechtsdrüsen und anomalocyclisch unbegrenztem Kelchwachstum, welche später als charakteristisches Merkmal die regelmäßigen Kelchporen erhalten und im Obersilur aussterben. Andererseits die Crinoiden, indem die Geschlechtsdrüsen in die oralen Pinnulae treten, und die Vermehrung dieser Genitaltentakel durch fünf zapfenartige Wucherungen der Mundscheibe unbegrenzt gesteigert wird. Diese fünf Wucherungen gabeln sich und werden zu Armen. Es wird dadurch dem Kelch der pentasymmetrische Typus aufgeprägt, die Vermehrung der Kelchtafeln wird begrenzt und

erfolgt nach bestimmten geometrischen Gesetzen in einer spiraligen Drehung. Die Arme werden immer üppiger entfaltet und erreichen in dem heute noch lebenden Pentacrinus das höchste Maß ihrer Ausbildung zugleich mit der stärksten Intensität der Fortpflanzungsfähigkeit.

Bei den Cystoiden wird derselbe Entwicklungsgang in Porocrinus versucht, aber ohne daß er zur Herrschaft gelangen könnte.

Die Blastoiden treten erst am Schluß der Silurzeit auf, also nachdem die Eucrinoiden und Cystoiden den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht haben; sie dürfen daher bei einer Untersuchung über die Phylogenie und Verwandtschaft jener beiden Gruppen nicht berücksichtigt werden, und verlangen eine besondere Behandlung."

Man sieht, der Verfasser ist von paläontologischen Gesichtspunkten aus zu sehr ähnlichen Anschauungen gelangt, zu denen ich von ganz anderen Ausgangspunkten her gelangt bin und die ich bei der vergleichenden Betrachtung sämtlicher Echinodermenklassen voranstelle. Die Hervorhebung einiger Worte in oben stehendem Citat durch gesperrten Druck, die von mir, nicht von dem Autor herrührt, wird den Leser hierauf aufmerksam machen. Walther verlegt die Divergenz der Cystoiden- und Crinoiden-Klasse auf einen sehr frühen Zeitpunkt, worin ich ihm natürlich beistimme. Zweifelhaft erscheint mir nur, ob wir das Recht haben, in Macrocystella wirklich einen nur wenig abgeleiteten Vertreter der gemeinsamen Stammform beider Gruppen zu erblicken. Es läßt sich nicht leugnen, daß eine nicht zu übersehende Ähnlichkeit zwischen einer Antedonpentactula des auf Tafel XII, Figur 3 gezeichneten Stadiums (auf der Figur ist das Kalkskelett durch Säuren entfernt) einerseits und Macrocystella andererseits besteht. Ich kann mich aber nicht entschließen, auf diese Formähnlichkeit allzu viel Gewicht zu legen, so sehr sie auch die in dieser Arbeit vorgetragenen Ansichten und Schlüsse stützen würde, solange wir so gar nicht näheres über den Bau des Geschöpfes, vor allem über die Anordnung und Ausmündungsweise des Wassergefäßsystems wissen. Vielleicht bringt uns die Zukunft neue Aufschlüsse, aber bis jetzt ist äußerste Skepsis geboten. Sehr bemerkenswert ist es, daß Walther, worin ich wieder vollkommen mit ihm übereinstimme, in Porocrinus nicht eine Übergangsform von Cystoiden zu Eucrinoiden erblickt, sondern

in der Gliederung seines Kelches einen analogen, auf ähnliche Kausalmomente zurückzuführenden Bildungsgang sieht, wie er ganz unabhängig in der Klasse der Crinoiden zu der charakteristischen Anordnung im Kelchgetäfel geführt hat. Wie solche analoge Bildungen entstehen und dann leicht als echte Homologieen imponieren, soll noch des näheren in dem Abschnitt „Skelettsystem“ auseinandergesetzt werden.

Der Besitz von Porenrauten entfernt die Gattung Porocrinus überhaupt weit von den Eucrinoiden und zwingt uns, sie zu den stärker abgeänderten rhombiferen Cystoiden zu setzen.

Da wir nicht wissen, welche morphologische und physiologische Bedeutung die Poren ihrer Kelchtafeln besessen haben, auch über die Bedeutung der Hauptkörperöffnungen bei sämtlichen Cystoideen vollkommen im Unklaren sind, die Anordnung des Wassergefäßsystems und seine Ausmündung nicht kennen, hört hier das auf Thatsachen gestützte, das naturwissenschaftliche Schließen auf. Die ältere Paläontologie vereinigte die Cephalopoden und die Foraminiferen in eine Gruppe, stellte gewisse Hexactinelliden zu den Bryozoen etc. etc. Diese Irrtümer sollten uns warnen, auf die alleräußerlichsten Formähnlichkeiten hin und unter Ignorierung fundamentaler Differenzen Agelacrinus mit den Asteriden, Echinosphärites oder Sphaeronites oder Mesites mit den Echiniden in Beziehung zu bringen. Wie viel mehr Recht hatten im Vergleich hiermit die älteren Morphologen dazu, die Brachiopoden in engen genetischen Zusammenhang mit den Lamellibranchiaten zu setzen. Ich kann nur finden, daß die Sprache, welche die Paläontologie in unserer Frage redet, in keinem Punkte meinen Anschauungen widerspricht, sie im ganzen vielmehr bestätigt und erläutert. Da diese Sprache aber eine so sehr abgebrochene, dunkele, vieldeutige ist, ist es besser, sich wesentlich auf die klareren Thatsachen und verständlicheren Zusammenhänge der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte zu verlassen. Von diesen ausgehend, will ich in diesem Abschnitt erörtern, was wir in der Organisation der Echinodermenklassen als Erbteil von der gemeinsamen Stammform und somit als homologe Bildungen, was als bloße Analogieen auffassen müssen, die nur ähnlichen Entstehungsursachen und Bedingungen ihre Übereinstimmung verdanken. Das Thema ist so umfangreich und ausgedehnt, daß ich mich der möglichsten Kürze befleißigen und nur die wichtigsten Organisationsverhältnisse berücksichtigen werde.

Darmsystem.

Mitteldarm und Enddarm, zuweilen auch der Vorderdarm werden aus den bilateralen Larven in die Pentactulalarven der fünf Klassen hinübergenommen. Es sind dies also in allen Echinodermen wirklich homologe Bildungen. Der Vorderdarm der Larve wird bei Holothurien und Ophiuriden sowie bei einigen Asteriden vom Wassergefäßring umwachsen und persistiert. Bei vielen Asteriden und Echinoideen bildet sich ein neuer Vorderdarm als Ausstülpung des Mitteldarms, der ebenfalls von der Wassergefäßanlage umwachsen wird. Bei einigen Asteriden und Echinoideen soll nach METSCHNIKOFF (17) keine Umwachsung stattfinden, sondern der neu sich bildende Vorderdarm (Schlund) soll die gleich ringförmig angelegte Wassergefäßanlage durchbrechen. Diese Angaben METSCHNIKOFF's werden von manchen Seiten angefochten, aber selbst ihre Richtigkeit vorausgesetzt, würde ich darin nur eine nebensächliche, cenogenetische Veränderung des ursprünglichen Umwachsungsprozesses erblicken. Die Umwachsung ist ohne jeden Zweifel der in allen Klassen häufigste, bei manchen (Ophiuren, Holothurien) ausschließliche Vorgang. Wie derselbe sich in einigen Ausnahmefällen durch Abkürzung in eine nachträgliche Durchbohrung umwandeln konnte, wird aus den gleich zu erörternden Erwägungen über den Lagewechsel beziehentlich der Neubildung von Mund und After klar werden.

Die sämtlichen Abweichungen werden nämlich dadurch verständlich, daß bei allen Echinodermenlarven beim Übergang der bilateralen Larve in den radiären Typus Mund und After ihre Lage zur bisherigen Körperachse ändern, oder, wenn man die Körperachse nach der Lage des Mundes bestimmt, daß eine Drehung der Körperachse in manchen Fällen um fast 90° stattfindet. Diese Thatsache, die schon GÖTTE (4) in seinen geistvollen, lange nicht genug beachteten Auseinandersetzungen klar beleuchtet hat, erklärt nun auch die eigentümlichen Differenzen, welche die Klassen und Ordnungen bei der Bildung der definitiven Mund- und Afteröffnung aufweisen.

Gehen wir von Synapta aus, so haben wir gesehen (p. 204), wie der auf der Ventralseite gelegene Larvenmund ganz allmählich seine Lage ändert und an den vorderen Körperpol zu liegen kommt. Bei Synapta ist es noch eine kapillare Spalte, der ehemalige Mundtrichter, durch den der Larvenmund mit der Oberfläche in Kommunikation bleibt; bei anderen Klassen aber hört alle Kom-

munikation auf, und es erfolgt eine direkte Neubildung des Mundes.

Dies scheint mir so recht ein Beweis dafür zu sein, daß alle die hierher gehörenden Differenzen nur gradueller, nicht prinzipieller Natur sind, daß schließlich, damit rasch der Übergang aus der larvalen in die bleibende Stellung vollzogen werde, nicht nur der Mund, sondern auch der ganze Vorderdarm neugebildet wird, und daß endlich zuweilen, wenn METSCHNIKOFF richtig beobachtet hat, dieser neu sich bildende Vorderdarm durch den ringförmigen Wassergefäßkanal hindurchwächst, nicht von ihm umwachsen wird. Ganz ebenso ist der Lagewechsel (Holothurien), respektive die Neubildung (die meisten anderen Echinodermen) des Afters aufzufassen.

Die merkwürdige Drehung des Achsenwinkels, die sämtliche Echinodermenlarven beim Übergang aus der bilateralen in die radiäre Grundform aufweisen, scheint mir eine gute Erklärung durch die Annahme zu finden, daß die phylogenetische Übergangsform aus bilateralem in radiären Typus festsitzend war.

In den bilateralen Larvenformen liegt der Mund auf einer Seite, der Ventralseite, nicht an einem Pol. Wahrscheinlich erfolgte die Fixation nun auf der Dorsalseite, dem Munde gegenüber, und die Achse verschob sich dergestalt, daß die Gerade vom Fixationspunkt zum Munde die Hauptachse wurde. Wie schon im speziellen für Synapta auseinandergesetzt wurde, ist es zweckmäßiger, sich den Mund fest, die Körpermasse und Körperform aber gegen ihn verschoben vorzustellen. Ontogenetisch findet allerdings bei vielen Formen das Umgekehrte statt, nämlich da, wo ein neuer Mund oder Vorderdarm gebildet wird. Besonders gilt dies für die Echinoideen.

Der After liegt ursprünglich in der bilateralen Larve ebenfalls auf der Ventralseite. Auch er verändert seine Lage, aber bei den verschiedenen Gruppen in sehr verschiedener Weise. Bei den dauernd oder zeitweilig festsitzenden Echinodermen (Crinoiden) nähert er sich dem vorderen Körperpol, also dem Munde, bei Asteroideen, Echinoideen und Holothurioideen rückt er meist an den hinteren Körperpol. Doch kann er diese Stellung wieder verlassen und sich sekundär dem Munde wieder nähern, wie das Beispiel der Clypeastriden und Spatangiden und besonders eklatant die merkwürdige Holothurie Rhopalodina lageniformis beweist.

Die Lage des Afters ist mithin eine äußerst inkonstante selbst innerhalb derselben Klasse [1]). Sie ist deshalb als Ausgangspunkt, als punctum fixum für die anatomische Vergleichung völlig ungeeignet. Allerdings scheint der Interradius des Afters als solcher ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zum Interradius des primären Rückenporus zu besitzen (Ludwig 14, p. 322 ff.). Dagegen ist die Lage des Mundes im Zentrum des Wassergefäßringes und damit der radiären Gliederung eine feste und für alle Klassen homologe. Ein Blick auf Tafel XII wird dies bestätigen und erläutern.

H. Ludwig (14) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Darm sämtlicher Echinodermen, falls sich eine Drehung überhaupt nachweisen läßt, stets von links nach rechts gewunden ist, wenn man das Tier von der Mundseite aus betrachtet. Er führt diese eigentümliche Konstanz in der Windungsrichtung des Darms auf embryologische Verhältnisse zurück, und kann ich seiner Beweisführung (p. 328 ff.) nur zustimmen. Für die Holothurien sind seine Ausführungen insofern zu korrigieren, als auch er ihre Körperwassergefäße (Sekundärausstülpungen) als perradial gelegen ansieht.

Im ganzen ist der Darm dasjenige Organ der Echinodermen, das am wenigsten Tendenz zeigt, sich das strahlige Gepräge aufdrücken zu lassen. Der Darm der Holothurien, Echiniden und Crinoiden zeigt sich so gut wie unbeeinflußt von dem radiären Bau des übrigen Körpers. Nur bei den Ophiuriden finden wir strahlig angeordnete Aussackungen des Magendarms, ohne daß sich bei ihnen Fortsetzungen des Darms in die Arme erstreckten. Dies Verhältnis entwickelt sich nur bei den Asteriden, die dadurch die selbständigste Entwickelung der Arme und damit die höchste Ausbildung des radiären Baues erreichen.

Leibeshöhle.

Bei allen Echinodermen entsteht die Leibeshöhle als ein Enterocöl im Hertwig'schen Sinne aus zwei Blasen, die symmetrisch rechts und links vom Darme liegen. Es können die Blasen gleich

---

1) Nicht einmal die Klasse der Asteroiden ist hier auszunehmen. Denn obgleich bei allen fünfstrahligen Seesternen der After, wenn vorhanden, eine konstante Lage hat, kann er bekanntlich auch ganz fehlen.

paarig vom Darme abgeschnürt werden (einige Asteriden, einige Echiniden, Crinoiden [Antedon]), oder aber sie bilden sich aus einer ursprünglich quergelagerten unpaaren Blase. Die linke Blase läßt dann sekundär das Hydrocöl hervorgehen. Ausnahmen hiervon machen die Holothurien, bei denen sich das Hydrocöl von der gemeinsamen Anlage abschnürt, ehe noch die beiden Enterocölblasen sich getrennt haben. Bei Crinoiden (Antedon) sollen sich nach GÖTTE drei getrennte Blasen vom Gastruladarm abschnüren, von denen die paarigen zum Enterocöl, die unpaare zum Hydrocöl wird.

Ich will mich hier nicht auf Diskussion der Frage einlassen, welcher Entstehungsmodus als der ursprüngliche anzusehen ist. Jedenfalls finden wir bei allen Larven schließlich drei getrennte Blasen, die paarigen Cölomtaschen und die unpaare, links neben dem Vorderdarm gelegene Hydrocölblase.

Bei allen Echinodermen entsteht nun die Leibeshöhle dergestalt aus den beiden Cölomtaschen, daß dieselben den Darm umwachsen und ventralwärts zusammenfließen, während sie auf der Dorsalseite ihre Blätter zu einem Mesenterium zusammenlegen und sich dann aufblähen. Nur bei Antedon wird auch ein ventrales Mesenterium gebildet, da die Blasen auch auf der Bauchseite nicht zusammenfließen, sondern ihre Blätter aneinander legen. Diese Abweichung ist keine besonders schwerwiegende. Auf der Dorsalseite wird ganz konstant ein Mesenterium gebildet, so daß die Leibeshöhle aller Echinodermen ebenso wie das dorsal im Interradius befestigte Mesenterium ihrer Entstehung und vollen Ausbildung nach homologe Bildungen sind. Ebenso konstant fällt auch der Interradius des Mesenteriums mit demjenigen des Steinkanals und der Madreporenplatte zusammen.

Wenn bei Comatulalarven später die beiden Abschnitte der Leibeshöhle über, nicht nebeneinander liegen (Nr. 9, p. 591), so ist dies ganz natürlich und wird in einfachster Weise durch die Drehung des Darms erklärt. Der Darm nimmt das Mesenterium mit sich, und so erfolgt die Verlagerung der beiden Cölomabschnitte von rechts und links nach oben und unten. Ein Blick auf Figur 3, Tafel XII, wird dies verständlich machen. Es wird vielleicht möglich sein, die späteren, sehr bedeutenden Umbildungen, die die Leibeshöhle der Crinoiden bei der völligen Ausbildung der Tiere eingeht, aus diesen einfachen Organisationsverhältnissen der Jugendform zu erklären. Vorläufig nehme ich aber davon Abstand, weil bis jetzt weder etwas über die Entwickelung

der späteren Zustände bekannt ist, noch auch die Anatomie der fertigen Tiere hinreichend sichere Anhaltspunkte liefert, um begründete Schlüsse und Reflexionen darauf zu gründen.

Die Asteriden besitzen zunächst ebenfalls nur ein dorsales Mesenterium, welchem der Steinkanal angelagert ist. Später entwickeln sich bei den Asteriden auch in anderen Interradien der Scheibe Aufhängebänder zwischen Darm und Leibeswand, die sogenannten Septa. Diese letzteren sind jedoch Bildungen eigener Art. So bildet sich auch in dem Interradius des echten Mesenteriums ein Septum dicht neben dem Mesenterium, so daß nun in diesem Interradius scheinbar ein Septum mit doppelten Wandungen zustande kommt (Ludwig 14, p. 76, 77). Wir sind aber selbst bei den Asteroideen, also denjenigen Echinodermen, bei welchen die radiäre Gliederung ihre höchste Stufe erreicht hat, imstande, Spuren der ursprünglich bilateralen Anlage der Leibeshöhle aufzufinden. Diese Spuren dokumentieren sich in der doppelten Wandung des einen Septums gegenüber den einschichtigen Septen der vier anderen Interradien.

Durch den Umstand, daß der Darm bei Crinoiden, Echinoiden, Holothurien seine Lage verändert, sich horizontal stellt oder Schlingen bildet, kommt es häufig zu Stande, daß das Mesenterium auch in anderen Interradien als denjenigen des Steinkanals seine Anheftung findet; doch pflegt das ursprüngliche Verhältnis meist noch an den Jugendformen deutlich zu sein.

Angiochiroten (Holothurioideen) und Achiroten (Echinoideen) sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Leibeshöhle auf den Körperstamm beschränkt bleibt. Bei den Cölomachiroten begeben sich Ausstülpungen der Leibeshöhle auch in die Körperabschnitte, welche dadurch entstanden sind, daß fünf blindsackartige Ausstülpungen des Wassergefäßsystems die peristomale Körperwand vorwölbten, also in die Region der Primärtentakel. Diese Ausstülpungen werden erst dadurch zu wirklichen Armen und können erst jetzt neben respiratorischer, ambulatorischer und sensorischer eine neue wichtige Funktion, die Geschlechtsfunktion, übernehmen. Bei den Ophiuriden sind die Ausstülpungen des Cöloms in die Arme nur höchst unbedeutend, und zu einer Entwickelung von Geschlechtsorganen in den Armen kommt es nicht. Es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob wir in diesem Verhalten der Ophiuriden wirklich den ursprünglichen primitiven Zustand, oder aber bei ihnen eine sekundäre Rückbildung des weiter vorgeschrittenen Zustandes,

den wir bei Asteriden finden, zu erblicken haben. Es könnte hier auch sekundär die Geschlechtsfunktion von den Armen auf die Scheibe zurückverlegt sein, um letztere sozusagen zu entlasten, beweglicher und unabhängiger zu machen. Ich hebe diese Möglichkeit hervor, weil Gründe anderer Art dagegen sprechen, die Ophiuriden für die ursprünglichsten, am wenigsten umgebildeten unter den Cölomachiroten anzusehen. Eine sichere Beantwortung der eben angeregten Frage, ob die geringe Entwickelung der Leibeshöhle in den Armen der Ophiuriden ein primäres Verhalten ist, werden daraufhin anzustellende entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen zu liefern haben. Bei den Crinoiden scheint auch in den Armen wieder die Leibeshöhle starke Modifikationen und Umbildungen durchzumachen. Bei der Unsicherheit, die heute noch in Deutung der anatomischen Thatsachen bei dieser Klasse herrscht, ist es unmöglich, ein sicheres Urteil abzugeben. Man könnte sogar schwanken, ob die Crinoiden den echten Cölomachiroten beizugesellen seien, oder ob das, was die meisten Autoren als Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme bei ihnen deuten, vielleicht nur ein Schizocölraum ist, wie von anderer Seite behauptet wird. Vorläufig, bis ein sicherer Beweis erbracht ist, der nur auf entwickelungsgeschichtlicher Basis zu führen wäre, möchte ich an der älteren Auffassung festhalten und betrachte die Crinoiden als echte Cölomachiroten.

So viel aber ist für mich sicher, daß wir in den Crinoiden die am meisten umgebildete, von der Stammform in fast allen Punkten der Organisation am meisten abweichende Echinodermenklasse zu erblicken haben.

Wassergefäßsystem.

Diesem Organsystem, das in seiner eigentümlichen Ausbildung den Echinodermen durchaus eigentümlich ist, gebührt bei der vergleichenden Betrachtung ganz besondere Berücksichtigung. Von ihm geht die radiäre Gliederung aus, es beherrscht die anderen Organsysteme, vor allem Nervensystem und Blutgefäßsystem, die den von ihm vorgezeichneten Bahnen folgen, aber häufig auch Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Darm (Cölomachiroten).

Im vorigen Abschnitt (Leibeshöhle) wurde gezeigt, daß das Hydrocöl in sehr verschiedenartiger Weise aus dem Urdarm seine

Entstehung nimmt, bald selbständig, bald mit dem Enterocöl zusammen sich abschnürt und sich in letzterem Falle wieder in sehr verschiedenartiger Weise vom Enterocöl trennt. Immer kommt es schließlich zur Bildung eines in der linken Körperhälfte gelegenen Bläschens, das durch den primären Steinkanal im Rückenporus nach außen mündet. Indem dann das Bläschen schlauchartig auswächst, den Schlund umgreift und fünf Ausstülpungen als Primärtentakel aussendet, kommt eine Bildung zustande, die allen Echinodermen auf einem gewissen Entwickelungsstadium eigentümlich ist, ein charakteristisches Merkmal der Pentactulalarve bildet und als Ausgangspunkt der radiären Gliederung zu betrachten ist. Es kann nicht scharf genug hervorgehoben werden, daß gerade die auffallende Konvergenz, die das so verschiedenartig angelegte Wassergefäßsystem auf das Pentactulastadium hin dokumentiert, um dann wieder in seiner ferneren Ausbildung, besonders bei Crinoiden, Ophiuriden, Holothurien, weit zu divergieren, als ein deutlicher Beweis ebenso für die palingenetische Natur des Verhaltens des Wassergefäßsystems auf diesem Stadium, wie der Pentactulalarve überhaupt zu betrachten ist.

Übereinstimmend und wirklich homolog ist in allen Echinodermen die Lage des Steinkanals und des Rückenporus. Ersterer mündet immer interradial, das heißt zwischen zwei Primärtentakeln in den Wassergefäßring. Ihm gegenüber befindet sich dann ein Primärtentakel, und durch diesen Umstand und dadurch, daß der Steinkanal sich dem dorsalen Mesenterium anlegt, jener Tentakel also zum unpaaren ventralen Tentakel wird, ist eine mediane Symmetrieebene gegeben, von der Spuren sich auch in den entwickelten Echinodermen finden, selbst wenn ihr Körperbau von der immer fortschreitenden radiären Gliederung so beherrscht wird, wie bei den Asteriden. Diese Verhältnisse sehe ich für unverfälschte Erbstücke der pentactulaähnlichen Stammform an und betrachte sie, soweit sie sich im ausgebildeten Echinoderm erhalten, als die echten Homologien, die die Fundamente bei der vergleichend-anatomischen Betrachtung liefern müssen.

Unwesentlicher dagegen erscheint mir folgendes. Zählt man an der hufeisenförmig gebogenen Wassergefäßanlage die Tentakeln und achtet auf die Einmündungsstelle des Steinkanals, so findet man, daß bei den Asteriden (15 S. 63) der Steinkanal zwischen dem 4. und 5. Primärtentakel ihrer Ansatzstelle gegenüber einmündet. Bei Synapta aber habe ich gefunden, daß die Einmündungsstelle sich zwischen 3. und 4. Primärtentakel befindet, direkt ge-

genüber, also in demselben Radius wie eine Secundärausstülpung *Sa* [4] (Taf. VIII, Fig. 3). Leider weiß ich nicht, ob *Sa* [4] zum dritten oder zum vierten Interradialwassergefäß wird, da ich es unterlassen habe, zu konstatieren, ob sich die POLI'sche Blase aus der ersten (*Sa* [1]) oder der sechsten (*Sa* [6], Taf. VIII, Fig. 3) Sekundärausstülpnng bildet. Zur Zeit, als ich diese Punkte untersuchte, achtete ich noch nicht auf diese immerhin wichtige Frage. Auf dem in Figur 3, Tafel XII dargestellten Stadium liegt die Sekundärausstülpung *Sa* [4] noch in demselben Interradius wie der Steinkanal. Später ändert sich dies, indem durch Einschiebung von fünf neuen Kalkringstücken die Sekundärausstülpungen adradial verschoben werden.

Ich gehe nach dieser Abschweifung zur Anordnung des Wassergefäßsystems im Pentactulastadium zurück und erinnere daran, daß, wie verschiedenartige, sozusagen kapriziöse Wege die Entwickelung auch bei den einzelnen Formen einschlagen mag, stets das Endresultat ein gleiches ist. Ich habe schon an verschiedenen Stellen den Beweis zu führen gesucht, daß die Primärtentakel der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Klassen entsprechen, die Sekundärausstülpungen dagegen eigenartige Bildungen sind, die in keiner anderen Klasse ein Homologon finden. Die Gründe für diese Auffassung waren kurz folgende:

1. Zeitliches Auftreten der Primärtentakel und Sekundärausstülpungen.
2. Lageverhältnis zum Steinkanal.
3. Wachstumsrichtung.

Die einzigen Gebilde, die sich ihrer Wachstumsrichtung nach mit den Interradialwassergefäßen der Holothurien vergleichen ließen, sind die Radial- oder Ambulacralwassergefäße der Echiniden. Dadurch aber, daß letztere Bildungen Ausstülpungen ihre Entstehung verdanken, die in der Verlängerung der Primärtentakel gegen den Aboralpol zu auftreten, die also in denselben Radien liegen wie die Primärtentakel und in einem anderen als Steinkanal und Rückenporus, aus diesen wichtigen Lagebeziehungen geht deutlich hervor, daß trotz aller äußeren Ähnlichkeit doch keine wirkliche Homologie vorliegt. Erhöht wird die äußere Ähnlichkeit noch dadurch, daß wie überall im Echinodermenkörper Nervensystem und Blutgefäßsystem den Bahnen folgt, die das Wassergefäßsystem vorgezeichnet hat.

Die Umbildungen, die die Wassergefäßräume der Primärtentakel durchzumachen haben, sind im allgemeinen unbedeutend.

Die Art der Verzweigung des Wassergefäßsystems ist sehr verschiedenartig, bald wechselständig gefiedert (Crinoiden), bald gegenständig gefiedert (Asteroideen, viele Synaptiden), bald trauben- oder doldenförmig verzweigt (pedate Holothurien). Bei den Echinoideen verschwinden die Primärtentakel nach Ablauf des Pentactulastadiums völlig, sie finden ihren Ersatz in den Zweigen der Körper- oder Radialwassergefäße, die wir als aborale Fortsetzungen der Primärtentakel kennen gelernt haben.

Die geringsten Umbildungen erleidet in allen Klassen der Wassergefäßring selbst. Als solcher bleibt er überall bestehen nur in der Ausbildung von Anhangsorganen, in den Beziehungen zu anderen Organsystemen treten sekundär mehr oder weniger bedeutungsvolle Abweichungen ein. Poli'sche Blasen, wie sie sich bei Asteriden, Ophiuriden, Holothurien finden, sind einfache Aussackungen des Ringkanals, die dazu dienen, einen raschen Wechsel in der Anfüllung der verschiedenen Teile des Wassergefäßsystems möglich zu machen und, indem sie als Druck- und Saugpumpen dienen, diesen Wechsel aktiv zu beschleunigen. Die sogenannten Poli'schen Blasen der Echiniden (fünf Anhangsorgane auf der Oberfläche des Kauapparats) haben wohl ebenfalls den Zweck, als Reservoire zu dienen. Sie mögen daneben auch respiratorische Funktionen ausüben (Hamann). Schwieriger ist es, sich über die Funktion der Tiedemann'schen Körper der Asteriden ein Urteil zu bilden; möglicherweise sind es Organe, die bei der Bereitung der lymphoiden Zellen, die im Wassergefäß- und Blutgefäßsystem zirkulieren, eine Rolle spielen (Hoffmann, Ludwig). Alle diese Komplikationen erwähne ich nur kurz, da sie für unseren Gegenstand unwesentlich, weil sekundär und unabhängig voneinander entstanden sind und bis jetzt mehr physiologisches als vergleichend-anatomisches Interesse besitzen. Ganz ebenso steht es mit den sekundären Verbindungen, die der Ringkanal und andere Teile des Wassergefäßsystems mit dem Blutgefäßsystem eingehen. Vor allem wären hier die Einrichtungen bei Crinoiden zu erwähnen, über deren Wesen noch viel gestritten wird. Ich glaube kaum, daß unserem Thema viel damit gedient wäre, wenn ich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, und ohne selbst Positives und Neues beibringen zu können, auf diese Spezialdebatten einginge.

Bei allen Echinodermen mündet das Wassergefäßsystem im Pentactulastadium mittelst des primären Steinkanals durch den Rückenporus nach außen. Dieses Verhalten wird bedeutend in

den verschiedenen Klassen modifiziert. Bei Asteriden, Ophiuriden und Echiniden erhält es sich ziemlich unverändert. Stets behält Steinkanal und Madreporenplatte die interradiale Lage; letztere kann aber innerhalb ihres Interradius zwischen Oral- und Aboralpol sehr verschiedene Stellen einnehmen, wie ein Vergleich der Asteriden mit den Ophiuriden zeigt. Schon bei den Asteroideen nehmen wir die interessante Enscheinung wahr, daß die Zahl des ursprünglich immer in Einzahl vorhandenen Steinkanals mit Madreporenplatte vermehrt, schließlich auch dem radiären Typus untergeordnet wird (Linckia multiflora 2 Madreporenplatten, Asterias hemispina 2—3 Madreporenplatten, Euryale aspera 5 Madreporenplatten). Ähnliche Vorgänge finden bei Crinoiden statt, wo der ursprüngliche einfache Steinkanal und Kelchporus sekundär verfünffacht, das heißt, in jedem Interradius besonders angelegt wird (Rhizocrinus). Später kann dann noch die Zahl der Steinkanäle und Kelchporen in den einzelnen Interradien vervielfältigt werden (Antedon). Bemerkenswert ist ferner, daß bei den Crinoiden nur in jungen Pentactulastadien der Steinkanal direkt durch den Rückenporus nach außen mündet. Bald löst sich die direkte Kommunikation, der Steinkanal mündet zunächst in ein Divertikel der Leibeshöhle, dieses durch den Kelchporus nach außen (Taf XII, Fig. 3). Es ist sehr interessant, daß man alle diese Modifikationen, die wir vergleichend-anatomisch aufstellen können, in der Ontogenie von Antedon rekapituliert findet.

Wenn bei Ophiolepis albida ein dorsal gelegener Porus beschrieben wird [1]), der die Leibeshöhle nach außen hin öffnet, so ist dies Verhalten nicht mit dem der Crinoiden zu vergleichen, solange man nicht weiß, wie dieser Porus entstanden ist, und vor allem, ob der Steinkanal direkt durch eine Madreporenplatte nach außen mündet oder sich in die Leibeshöhle öffnet, wie bei Crinoiden. Sollte letzteres nicht der Fall sein, so wäre unbedingt jeder Vergleich des Porus von Ophiolepis albida mit einem Kelchporus der Crinoiden fallen zu lassen. Die Entwickelungsgeschichte lehrt uns (Taf. XII, Fig. 3), daß der Kelchporus der Crinoiden aus dem Rückenporus der Larve entsteht; die Modifikation des ursprünglichen Verhaltens besteht nur darin, daß der Steinkanal die direkte Verbindung mit dem Porus aufgiebt, sich sozusagen

---

1) O. Hamann: Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Ophiuren. Nachrichten der Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen 1887, Nr. 14.

in zwei Stücke löst; die Bruchenden öffnen sich dann frei in die Leibeshöhle. Wenn sich aber bei Ophiolepis der ursprüngliche Zustand des Steinkanals erhält, dann läßt sich der von Hamann beschriebene Porus nicht mit den Kelchporen der Crinoiden vergleichen, sondern ist eine Bildung eigener Art.

Wieder andere Modifikationen im Verhalten des Steinkanals und der Madreporenplatte treten bei den Holothurien ein. Ähnlich wie bei den Crinoiden öffnet sich bei ihnen der Steinkanal in die Leibeshöhle und zwar durch Vermittelung einer sekundär entstehenden Madreporenplatte. Das periphere Stück aber, das dem Kelchporus der Crinoiden entsprechen würde, oblitteriert, und im ausgebildeten Zustande steht weder Leibeshöhle noch Wassergefäßsystem in direkter Kommunikation mit der Außenwelt. Dieser Zustand entfernt sich auch physiologisch am weitesten von dem ursprünglichen Verhalten der Pentactula. Daß er ein sekundärer ist, wird nicht allein durch die Entwickelungsgeschichte (vgl. den ersten Teil dieser Arbeit), sondern auch durch die vergleichende Anatomie bewiesen. Denn, wie wir durch Théel (34) wissen, hat sich bei manchen Tiefseeholothurien die übrigens in ihrem sonstigen Bau starke Umbildungen erkennen lassen, das ursprüngliche Verhältnis erhalten, der Steinkanal durchbricht dort noch die Körperwand und mündet in der Mittellinie des Rückens durch eine oder mehrere Öffnungen nach außen.

Ich glaube hinreichend bewiesen zu haben, daß alle Eigentümlichkeiten, die wir in der Organisation der Wassergefäßsysteme der verschiedenen Klassen antreffen, ohne Schwierigkeit ihre Erklärung finden und leicht verstanden werden können, wenn wir das Wassergefäßsystem der Pentactulaform zum Ausgangspunkt nehmen. Die Pentactula entstand aber als solche aus der Dipleurulaform dadurch, daß das Wassergefäßsystem die eigentümliche Anordnung annahm, den Wassergefäßring mit den fünf Primärtentakeln entwickelte, wie er für dieses Entwickelungstadium eigentümlich ist. Hier setzt die radiäre Gliederung des Echinodermenkörpers ein, diesem Organsystem folgen die übrigen, zunächst Nervensystem, dann Blutgefäßsystem, später Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und endlich in manchen Fällen der Darm.

Daß das Wassergefäßsystem eine derartige bestimmende Stellung in der Entwickelung unserer Tiere einnimmt, wird nun nicht allein durch die Ontogenie bewiesen, sondern ist in besonders einleuchtender Weise durch die Beobachtungen illustriert worden, die von Simroth (33) bei der Regeneration der abgeschnittenen

Seesternarme angestellt worden sind. Simroth hat durch genaue histologische Studien festgestellt, daß bei der Regeneration die Wassergefäßwand, welche einen Epidermisüberzug erhält, den übrigen Organsystemen in ihrem Wachstume vorausgeht. Er suchte diese Thatsache in, wie mir scheint, ziemlich unglücklicher Weise auf grob mechanische Einwirkungen zurückzuführen. Zusammengehalten mit den entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, liefern seine Versuche nur einen neuen Beweis für die führende Stellung, welche das Wassergefäßsystem im Echinodermenkörper einnimmt.

Ich kann diesen Abschnitt nicht schließen, ohne kurz auf die physiologische Bedeutung des Wassergefäßsystems einzugehen. Wir müssen uns erinnern, daß sich nicht nur in der Pentactulalarve kein oder nur ein sehr unvollkommenes Blutgefäßsystem vorfindet, sondern daß wir auch unter den ausgebildeten Echinodermen, in den Synaptiden Formen kennen, welche kein Blutgefäßsystem der Körperwand besitzen. Ich habe ausführlich zu beweisen gesucht, daß durchaus kein Grund vorliegt, die Synaptiden für rückgebildete Echinodermen zu halten. Ich nehme vielmehr an, daß in den niedrigen phylogenetischen Entwickelungszuständen der Echinodermen das Wassergefäßsystem neben seiner sonstigen auch eine zirkulatorische und respiratorische Funktion besaß. Eine derartige respiratorische Funktion üben, wie ich früher (32) gezeigt habe, die Primärtentakeln *sämtlicher Pentactulalarven heute noch aus*; wir finden sie im ausgebildeten Tier in den Tentakeln der Synaptiden und wahrscheinlich aller Holothurien wieder. Es ist möglich, daß überhaupt alle ambulacralen Anhänge der Echinodermen, sofern sie nur einen dünnen Hautüberzug besitzen, dieser respiratorischen Funktion dienen. In allen nämlich zirkuliert eine Flüssigkeit, welche man als verdünnte, zellenführende Blutflüssigkeit bezeichnen kann. Wir sehen nun, daß, je mehr sich der Organismus des Echinoderms kompliziert, und je mehr das Wassergefäßsystem bei der Lokomotion die Hauptrolle zu spielen beginnt, um so mehr die zirkulatorische Funktion auf ein neues, sich später und sekundär in den Spalträumen des Mesenchyms entwickelndes Organsystem übertragen wird: das eigentliche Blutgefäßsystem. Ein sehr anschauliches Beispiel liefert dafür das schon oben erwähnte Verhalten der Synaptiden. *Hier besitzen die Körperwassergefäße noch keine lokomotorischen Funktionen; hier hat sich deshalb noch kein besonderes Körperblutgefäßsystem entwickelt.* Sobald aber das Körperwassergefäßsystem Füßchen ausschickt und

damit die lokomotorische Funktion übernimmt, so bildet sich unter den Körperwassergefäßen in den Spalträumen des Mesenchyms ein Blutgefäßapparat aus.

Läßt man sich nur von morphologischen Gesichtspunkten leiten, so wird man notwendig zu der Vermutung geführt, daß das Wassergefäßsystem seiner Entstehung und seinem ganzen Bau nach ursprünglich ein exkretorisches Kanalsystem gewesen ist. Neuere physiologische Untersuchungen von Hartog (7) wollen sogar den experimentalen Beweis erbracht haben, daß das Wassergefäßsystem eine derartige Funktion auch heute noch bei sämtlichen Echinodermen ausübe. So interessant und dankenswert derartige Versuche sind, so scheinen mir die Hartog'schen Resultate doch nicht geeignet zu sein, einen zwingenden Beweis für die aufgestellte Behauptung zu liefern. Weitere Untersuchungen werden uns vielleicht sicherer Anhaltspunkte erbringen, zumal eine ursprünglich exkretorische Funktion des Wassergefäßsystems wahrscheinlich ist. Ich erinnere daran, daß bei vielen niederen Würmern ein kompliziert gebautes Exkretionssystem besteht, ohne daß sich noch ein Blutgefäßsystem entwickelt hat. Auch dort wird letzteres erst auf den höheren Stufen der phylogenetischen Ausbildung angelegt. Auch dort scheint mir aber unzweifelhaft zu sein, daß das sogenannte Exkretionssystem neben seiner eigentümlichen Funktion noch die Bedeutung hat, eine Zirkulation oder wenigstens eine Fortbewegung der Körperflüssigkeit [1]) zu bewirken, daß mit einem Wort bei diesen niederen Formen die später auf zwei getrennte Organsysteme verteilten Leistungen noch von einem einzigen Systeme vermittelt werden.

Diese Erwägungen sind in noch höherem Maße für die Echinodermen zutreffend, bei denen das Wassergefäßsystem im Lumen seiner Kanäle sogar Formelemente (Blutzellen) beherbergt, und sich die successive Übernahme der zirkulatorischen Funktion durch das Blutgefäßsystem direkt vergleichend-anatomisch nachweisen läßt. Ob indessen ihrem Wassergefäßsystem auf der Entwicke-

1) Eine einfache Überlegung zwingt uns zu dieser Annahme. Indem durch das Exkretionssystem fortdauernd Flüssigkeit nach außen entleert wird, muß danach durch die Körper- und Darmwandung fortdauernd Flüssigkeit in das Parenchym auf osmotischem Wege aufgenommen werden, um den Verlust zu decken. Auf diese Weise wird eine stetige Bewegung der Körpersäfte, eine primitive Art von Zirkulation hergestellt.

lungsstufe, auf welcher wir es augenblicklich kennen, noch eine exkretorische Funktion beizumessen ist, ist eine Frage, die als eine durchaus offene zu bezeichnen ist.

Blutgefäßsystem.

Ich behandele dieses Organsystem im Anschluß an das Wassergefäßsystem, obwohl das Nervensystem, sowohl was das Alter seiner Entstehung, als auch was seine Wichtigkeit für die vergleichende Anatomie anlangt, voranzustellen wäre. Ich werde aber zu dieser Reihenfolge in der Behandlung durch die Abhängigkeit geführt, in welchem das Blutgefäßsystem in morphologischer und histologischer Beziehung zum Wassergefäßsystem steht. Den Beweis für diese Auffassung habe ich im vorigen Abschnitt zu bringen versucht.

Die Pentactulalarven besitzen noch keine blutführenden Räume im Mesenchym ihrer Körperwand und Tentakeln. Nur in der Darmwand findet man bei älteren Formen in der ventralen und der dorsalen Mittellinie je einen Blutgefäßhohlraum, dorsal gerade in dem Winkel gelegen, der dort entsteht, wo die beiden Umschlagsstellen der Peritonealblätter ihre Lamellen zum dorsalen Mesenterium zusammengelegt haben (p. 211 u. 259.

Bei den Synaptiden bleibt es im großen und ganzen bei diesem Zustande, und abgerechnet von kleinen Kanälen, die sich nur an dem basalen Ende der Tentakelwassergefäße befinden und sich zu einem Ringe vereinigen, welcher in der Wandung des Wassergefäßrings gelegen ist, kommt es weder in den Tentakeln, noch in der Körperwand zur Ausbildung eines Blutgefäßsystems.

Ich habe schon mehrfach meine Gründe dafür angeführt, die es mir verbieten, in den Synaptiden hochgradig rückgebildete Echinodermen zu erblicken. Ich sehe also in dem Zustande, welchen Synaptiden zeigen, und wie er auch in den Pentactulalarven ausgebildet ist, das ursprüngliche Verhalten. Möglicherweise besaß die Stammform der Echinodermen im Mesenchym, das die Schichten seiner Darmwandungen trennte, Lückenräume, in welchen amöboide Zellen als Blutzellen sich bewegten. Die Bewegung erfolgt zunächst wohl aktiv durch amöboide Bewegungen der Zellen, sekundär aber auch passiv durch die Muskulatur der Darmwandung. Die Kommunikation mit dem Inhalt des Wassergefäßsystems fand wahrscheinlich durch die Lücken der Gewebe hindurch statt.

Ist diese Annahme richtig, so wären die Darmgefäße aller Echinodermen wirklich homologe Gebilde. Es ist aber ebenso gut möglich, daß die Stammform noch keinerlei Blutgefäße, auch kein Darmblutgefäßsystem besaß, und sich letztere Bildung in jeder Klasse selbständig und nur in sehr ähnlicher Weise entwickelt hat.

Viel entschiedener muß ich mich dafür aussprechen, in dem Körperblutgefäßsystem selbständige Bildungen zu sehen, die sich in den verschiedenen Klassen, verursacht durch sehr ähnliche Entstehungsursachen, in teilweise sehr ähnlicher Weise entwickelt haben.

Bei der Beurteilung dieser Gebilde ist man derselben Täuschung ausgesetzt, die ich bei Behandlung des Skelettsystems noch näher zu erörtern haben werde, und die nur allzu leicht den Blick bei der vergleichenden Behandlung befangen macht und trübt.

Wie so viele andere Organe des Echinodermenkörpers, finden sich auch die Blutgefäße meist in fünffacher Wiederholung mit all ihren Verzweigungen und Komplikationen, oder sie bilden an verschiedenen Stellen ringförmige Vereinigungen. Dieses Verhalten erklärt sich in einfacher Weise aus dem radiären Aufbau des Echinodermenkörpers, ist eigentlich selbstverständlich und gestattet an und für sich keinerlei Rückschluß darauf, ob Organe, die in verschiedenen Klassen radiär angeordnet und deshalb äußerlich ähnlich angetroffen werden, nun auch wirklich homolog sind oder nicht. Dennoch ist man immer und immer wieder versucht, sie für homolog zu erklären, und hat sich in den meisten Fällen nicht einmal die Möglichkeit klar gemacht, daß hier vielleicht nur analoge Bildungen vorlägen. Natürlich wird die Täuschung noch erhöht bei Bildungen, welche mit Vorliebe der Bahn der Wassergefäße folgen, die ja bei den Cölomachiroten wirklich homologe Bildungen sind, bei den Echiniden wenigstens in der Fortsetzung der Primärtentakel, also genau in den Perradien liegen. Ich halte die Blutgefäße der verschiedenen Klassen für mehr oder weniger ähnliche, aber bloß analoge Bildungen, die ihre Ähnlichkeit vor allem dem Umstand verdanken, daß sie den teilweise wirklich homologen Wassergefäßen folgen. Eine weitere und tiefere Ähnlichkeit wird dadurch bedingt, daß sie sämtlich Spalträume, Lakunensysteme in dem Mesenchym bilden. Der histologische Bau und das Verhalten des Mesenchyms zeigt aber innerhalb der verschiedenen Echinodermenklassen Übereinstimmung und ist ohne Zweifel von der Stammform her ererbt.

Gehen wir von diesen Gesichtspunkten aus, so wird es uns ganz natürlich erscheinen, daß das Blutgefäßsystem der Echinodermen in seinem histologischen Bau viele Übereinstimmungen zeigt, und auch in seiner Anordnung nach einem einheitlichen Typus gebaut ist. Bei näherem Zusehen aber finden wir eine ungeheuere Variabilität selbst innerhalb derselben Klasse; irgendwelche feste Anhaltspunkte, wirkliche Homologieen aufzustellen, fehlen durchaus, und wer den Widerstreit der Meinungen bei den Autoren und die endlosen Diskussionen in diesen Fragen kennt, wird mit mir der Ansicht sein, daß unser Verständnis dieses Organsystems nur erleichtert wird, wenn wir seine Anordnung in den verschiedenen Klassen als einen durch ähnliche Entstehungsbedingungen ähnlich gestaltete, analoge betrachten, nicht aber da Homologieen durchführen, wo dieselben weder durch genetische noch durch vergleichend-anatomische Gründe wahrscheinlich gemacht, geschweige denn erfordert sind.

Mit dem Blutgefäßsystem stehen eine Reihe von anderen Organen in mehr oder weniger innigem Zusammenhang. Vor allem ist hier das Dorsalorgan der Crinoiden hervorzuheben, das von Vogt und Yung (35) mit gewissen Organen anderer Klassen (Herz oder chromatogenes oder drüsiges Organ der Asteriden, Herz oder eiförmige Drüse oder drüsiges Organ der Echiniden) verglichen wird. Schon die Zusammenstellung der Bezeichnungen, die die verschiedenen Autoren diesen Gebilden gegeben haben, zeigt, wie bedeutend hier noch die Anschauungen unter einander abweichen. In der That ist es mir wenigstens nicht möglich gewesen, mir aus der Litteratur eine Ansicht über die physiologische und morphologische Bedeutung aller dieser Organe zu bilden. Es ist nicht ganz unmöglich, daß wenigstens der Ausgangspunkt dieser Bildungen in den verschiedenen Klassen ein homologer war und in einem Stielorgan der gestielten Grundform seine Wurzel besessen hat. Jedenfalls sind dann gleich ungemein weitgehende Differenzen eingetreten, besonders scheint auch hier die Beteiligung des Blutgefäßsystems an der Bildung eine mehr sekundäre zu sein. Nach Hamann (5. Heft III, p. 89) münden bei den Asteriden die Blutlakunen an den beiden Enden der Drüse in diese ein, während dieselben bei den Echiniden dem Organ nur peripher anliegen und es umspinnen. Noch bedeutender sind natürlich die Abweichungen bei den Crinoiden. Auch hier, meine ich, ist die Homologie, wenn überhaupt vorhanden, erst nachzuweisen, und dies kann nicht durch bloßen Hinweis auf

eine oberflächliche histologische Ähnlichkeit geschehen, sondern allein durch eine durchgeführte entwickelungsgeschichtliche und anatomische Vergleichung, die auch die Topographie der Organe und ihre Beziehung zu den anderen Organen des Körpers zu berücksichtigen hat.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem zeigt in den verschiedenen Klassen eine Anzahl von großen und durchgreifenden Homologieen, und diese finden ihre Wurzel in der Pentactulaähnlichen Stammform; Übereinstimmung und Abweichungen lassen sich von diesem Ausgangspunkt aus leicht verstehen.

Die Pentactulalarve der Synapta besitzt einen im Ektoderm des Atriums gelegenen, den Mund umgreifenden Nervenring, der bald nach der Entwickelung der Primärtentakel Fortsetzungen an diese entsendet. Die Tentakelstämme sind ebenfalls zunächst im Ektoderm an der Innenseite der Tentakeln gelegen. Bei der Synapta-Pentactula sind diese Verhältnisse am genausten bekannt, doch kann nach den Untersuchungen von H. Ludwig (15) kein Zweifel sein, daß bei den Asteriden die Dinge genau ebenso liegen.

Bei den Crinoiden herrscht über die Deutung der Gebilde, die man als Ganglienzellen und Nerven ansieht, unter den verschiedenen Autoren noch die größte Uneinigkeit. Alles in allem sind jetzt schon drei verschiedene Systeme als Nervensysteme bei Antedon beschrieben worden (35, 9. Lieferung, p. 565). Ich vermeide es absichtlich in diesen Fragen, soweit sie das ausgebildete Tier betreffen, eine Meinung auszusprechen [1]). Ich hatte aber besonderes Interesse daran, festzustellen, wie in der Pentactulalarve der Crinoiden das Nervensystem entwickelt ist, ob Aufbau und Lage dieses wichtigen Organsystems homolog mit den Verhältnissen sei, die wir bei Holothurien- und Asteriden-Pentactula kennen, oder ob in der That tiefgreifende Differenzen vorlägen.

Wenige Schnittserien durch Pentactulalarven von Antedon genügten, um den vollkommenen Nachweis zu liefern,

1) Doch wird, wie ich meine, durch die unten von mir anzuführenden entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zur Evidenz bewiesen, daß Jickeli, Vogt und Yung Unrecht haben, die Homologie der sog. Ambulacralnerven der Crinoiden mit den Ambulacralnerven der Asteriden zu bestreiten, und in ersteren Gebilden nur als ein „Gefäßnervengeflecht“ zu erblicken.

daß bei den Crinoiden, wenigstens in ihrer Jugend, die Verhältnisse genau ebenso liegen als bei anderen Echinodermen. Wie überall umkreist ein Nervenring den Mundtrichter, und zwar gerade auf der Höhe des Wassergefäßringes, etwas nach innen von demselben (Taf. XII, Fig. 6, Nr^1, Nr^2, Wgr^1, Wgr^2). Genau wie bei der Pentactula von Synapta und nach LUDWIG wie bei der jungen Asterina gibbosa entsendet der Nervenring Tentakeläste (Taf. XII, Fig. 6 *Tn*), welche an der Innenseite (der Mundöffnung zugekehrten Seite) der Tentakel emporsteigen. Nervenring und Seitenäste liegen im Ektoderm oder besser sind Teile desselben. Das Ektoderm des übrigen Körpers ist auf diesem Stadium schon in hohem Grade abgeflacht und zu einer scheinbar strukturlosen Cuticula geworden, die Scheibe und Tentakel überzieht (Taf. XII, Fig. 6 *C*).

Nur im Nervenring und den Tentakelnerven hat das Ektoderm seine deutlich zellige Struktur bewahrt, die Zellen haben sich vermehrt und liegen in mehrfacher Lage über einander; histologisch bieten sie ein gleiches Verhalten wie die Zellen des Nervenringes der jungen Synapta. Unter den Zellen ist ein Lager äußerst feiner Fäserchen abgeschieden, die sich auf Querschnitten als feine Punkte darstellen. Auch histologisch ist damit die vollkommenste Übereinstimmung mit dem Nervensystem der Holothurien bewiesen. Der einzige Unterschied scheint der zu sein, daß bei den Holothurien das Nervensystem schon relativ früh seine ektodermale Lage aufgiebt, zunächst vom indifferenten Ektoderm überwachsen und dann durch zwischenwachsendes Mesenchym ganz von diesem getrennt wird. Bei den Crinoiden dagegen bewahrt es dauernd seine ektodermale Lage.

Wenn durch die eben mitgeteilten, wie mir scheint, unzweideutigen Beobachtungen auch noch nicht die Frage entschieden wird, welche Teile wir in der erwachsenen Comatula als physiologisches Centralorgan des Nervensystems aufzufassen haben, so scheint mir doch schon recht viel durch den Nachweis gewonnen, daß ursprünglich das Nervensystem der Crinoiden genau dieselbe Struktur und Anordnung besitzt, wie bei den übrigen Echinodermen. Ich hebe dabei hervor, daß ein zweites oder gar drittes Nervensystem in der Pentactulalarve von Antedon nicht aufzufinden ist, jedenfalls von mir trotz eifrigen Suchens nicht aufgefunden werden konnte, während ich doch den gewöhnlichen Nerven-

ring mit seinen Tentakelästen auf den ersten Blick wahrnahm. Mag also auch zugegeben werden, daß das Nervensystem der Antedonpentactula bei ihrer Ausbildung zur erwachsenen Crinoide noch tiefgreifende Umbildungen durchzumachen hat, mit verschiedenen anderen Organsystemen erst viel später in Verbindung tritt, und bedeutende Abschnitte sogar erst nachträglich entwickelt: so viel ist sicher, daß es in seinen Grundlagen mit dem der übrigen Klassen übereinstimmt, und daß alle wesentlichen Differenzen erst sekundäre sind. Die Beurteilung dieser Differenzen, überhaupt ein wahres Verständnis des Crinoidenbaues wird wahrscheinlich erst möglich sein, wenn unsere entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse über diese Echinodermenklasse genauere und ausgebreitetere sein werden. Bis jetzt sind sie für die jüngeren Stadien mangelhaft und für die älteren, über das Pentactulastadium hinausliegenden nahezu gleich Null. Für die uns beschäftigenden Fragen genügt es einigermaßen, die Verhältnisse bei der Pentactulalarve der Crinoiden zu kennen.

Trotzdem wir bei Echinoideen über die erste Entstehung des Nervensystems nichts wissen, ist wohl in diesem Falle einmal ein Analogieschluß nicht ungerechtfertigt, und dürfen wir vorläufig annehmen, daß Nervenring und Tentakelnerven (Primärfüßchennerven) bei dieser Klasse sich genau ebenso entwickeln als bei den drei anderen.

Wir können das bisher Gesagte in folgenden Sätzen zusammenfassen: Die Pentactulalarve der Echinodermen besitzt als nervöses Centralorgan einen Nervenring, der im Ektoderm des Mundtrichters gelegen ist; von diesem Ring geht zu jedem Primärtentakel je ein starker Nervenstrang ab, der an der Innenseite jedes Tentakels und zwar im Ektoderm desselben gelegen ist. Histologisch bestehen diese sämtlichen Gebilde, das heißt sowohl der Ring als auch die Tentakeläste, aus einer mehrfachen Lage von eigentümlich differenzierten Ectodermzellen, die unter sich eine Schicht von sehr dünnen Längsfasern abgeschieden haben. Querfasern, die beim ausgebildeten Echinoderm von manchen Beobachtern für Epithelstützfasern angesehen werden, sind bei den Pentactulalarven noch nicht deutlich wahrnehmbar.

Bei Holothurien und Ophiuriden entsteht der Nervenring der Pentactula aus zwei symmetrischen Nervenstreifen, die in den Seitenteilen der Dipleurulalarve gelegen sind, ihrer Entstehung und Struktur nach nahe Beziehungen zu den Wimperschnüren aufweisen. Sind diese Nervenstreifen der Holothurien- und Ophiuriden-

dipleurula nun Erbteile von der dipleuren Stammform der Echinodermen her, die ein ähnliches Nervensystem besessen hat, oder sind es nachträgliche Erwerbungen der Larven, die dann cenogenetisch zum Aufbau des bleibenden Nervensystems mitverwandt werden? Ich habe viel über diese Frage nachgedacht, habe aber keine Antwort finden können, die mich selbst befriedigte. Einerseits machen die Nervenstreifen selbst stark den Eindruck sekundärer Larvenanpassungen; es sind eben besonders modifizierte Wimperschnüre, und es ist sehr auffällig, daß ein stärker ausgebildetes Kommissurensystem zwischen ihnen fehlt. Auch wäre auffällig, daß sich bei den Dipleurulalarven der Echiniden und Asteriden gerade dieser Teil der Wimperschnüre, der die nervösen Funktionen ausübt, rückgebildet haben sollte. Andererseits ist es immerhin befremdend, daß eine so eigenartige Bildung bei den Larven so weit abstehende Formen, wie die Holothurien und die Ophiuriden es sind, unabhängig von einander zur Entwickelung gelangt sein soll, und doch so völlig gleiche Struktur, genau dieselbe Lage und Beziehungen zu anderen Teilen besitzt. Ich kann diese Widersprüche zur Zeit nicht lösen und behandele diese Frage als eine offene.

Dagegen kann man, wie mir scheint, die Anordnung, Lage und Zusammensetzung des Nervensystems der Pentactula als durchaus palingenetisch und als den Ausgangspunkt der definitiven Nervensysteme der Echinodermen ansehen.

Indem ich in den folgenden Erörterungen von dem Nervensystem der Crinoiden ganz absehe, da bei ihnen die anatomischen Verhältnisse noch zu wenig aufgeklärt sind, kann man die Behauptung aussprechen, daß die Umbildungen des Nervensystems von dem Pentactulastadium zum bleibenden Zustand nur relativ geringe sind, und ihr Verständnis kaum irgend welche Schwierigkeiten verursacht.

Was die Homologieen der Teile anlangt, so werden dieselben durch das beim Wassergefäßsystem Gesagte verständlich. Der Nervenring ist in allen Klassen homolog, ferner die Nerven für die Primärtentakel. Bei Asteroideen werden aus letzteren die sogenannten Radial- oder Ambulacralnerven, bei Holothurien dagegen die Tentakelnerven; die Ambulacralnerven (Körpernerven) der Holothurien sind besondere Bildungen, die sich im Anschluß an die Sekundärausstülpungen (Körperwassergefäße) entwickeln. Aus früheren Erörterungen wird dies klar sein. Bei den Echiniden schwinden

später die Primärtentakel und mit ihnen die Tentakelnerven. In ihrer Fortsetzung gegen den Aboralpol hin treten die sogenannten Ambulacralnerven auf.

Bei den Asteriden[1]) erhält sich das Nervensystem in seiner ektodermalen Lage. Bei den Ophiuriden, Echinoideen, Holothurioideen dagegen wird es zunächst vom indifferenten Körperepithel überwachsen, später wächst noch das Mesenchym dazwischen und trennt das Nervensystem vollkommen vom Körperepithel. In dieser Beziehung zeigen also die letzterwähnten drei Klassen höhere Entwickelungszustände, größere Umbildungen des ursprünglichen Typus als die Asteriden. Das ist ganz unbestreitbar. Deshalb ist man aber noch nicht berechtigt, nun die Asteriden überhaupt als die am einfachsten organisierten Echinodermen, als der Stammgruppe am nächsten stehend, anzusehen. Letzteres würde direkt den Thatsachen widersprechen. Zeigen doch die Asteriden im Bau ihres Blutgefäßsystems, ihres Darms, der Mesenterien, der Leibeshöhle viel stärkere Modifikationen und Umbildungen als z. B. die Holothurien, in mancher Beziehung auch als die Echinoideen. Bei der Beurteilung der Organisationshöhe einer Tierklasse darf man überhaupt niemals ein Organsystem einseitig in den Vordergrund stellen, nicht einmal das Nervensystem. Zudem ist die ektodermale des Nervensystems bei den Asteriden auch noch kein absoluter Maßstab für seine geringere Ausbildung. Wenn das Nervensystem ins Mesoderm rückt, so geschieht dies zweifelsohne aus dem physiologischen Grunde, daß es in dieser tiefen Lage vor Insulten besser geschützt ist, als in oberflächlicher, ektodermaler Lage. Wenn nun aber bei den Asteriden das Nervensystem in eine tiefe Rinne des Ektoderms zu liegen kommt, und von einem System von Kalkleisten und Stacheln geschützt wird, so ist dasselbe Ziel auf etwas anderem Wege erreicht.

Etwas gewichtiger wäre der Einwand, daß bei den Asteriden das Nervensystem überhaupt noch nicht völlig scharf vom indifferenten Körperepithel abgesetzt erscheint, sondern nach den Rändern zu allmählich in dasselbe übergeht. Ich gebe zu, daß man aus diesem Umstande berechtigt ist den Schluß zu ziehen, daß das Nervensystem der Asteriden in morphologischer (wahrscheinlich nicht in physiologischer) Beziehung einen etwas niederen Zustand (einen Zustand der der Pentactula näher steht)

---

1) Auch die „Ambulacralnerven“ der Crinoiden bewahren ihre ektodermale Lage.

repräsentiert, als dasjenige der erwähnten drei anderen Klassen. Diese Thatsache, zusammen mit dem unbestreitbaren Faktum, daß in anderen Beziehungen die Asteriden eine kompliziertere und stärker umgebildete Organisation besitzen als Echiniden und besonders Holothurien, läßt sich am besten durch eine sofortige Divergenz der Klassen bei ihrer Entwickelung aus der Stammform, durch einen Stammbaum erklären, wie ich ihn p. 250 aufgestellt habe. Dann ist es nicht wunderbar, daß in einer Beziehung diese, in einer anderen Beziehung jene Klasse eine höhere, von der Stammform mehr abweichende Organisation erreicht hat. Durch eine andere Verknüpfung der Klassen kann diese Thatsache viel schlechter und nur durch künstliche und willkürliche Annahmen von Rückbildung erklärt werden.

Auf eine Vergleichung des feineren Baues des Nervensystems will ich hier nicht eingehen; sie würde für unser Thema zu nichts führen, da hier speziellere Anpassungen vorliegen, die innerhalb der Klassen entstanden sind. Dasselbe gilt für die Sinnesorgane. Die Tastempfindung wird durch die Körperhaut vermittelt und lokalisiert sich zunächst in den Spitzen der Primärtentakel, bei weiterer Entwickelung in der Hautdecke, die alle Enden der Verzweigungen des Wassergefäßsystems überzieht, also in den Tentakeln und Ambulacralfüßchen im allgemeinen. Augen, Geschmacks- respektive Geruchsorgane und Otocysten sind Bildungen, die unabhängig von einander in verschiedenen Klassen entstanden sind. Sie bieten keine Handhabe zur Vergleichung dar.

Genitalsystem.

Über dieses Organsystem haben die neueren anatomischen Untersuchungen von Vogt und Yung und besonders von Hamann (6) einige wichtige und interessante Thatsachen zu Tage gefördert. Doch ist vorläufig, solange die Herkunft der Urkeimzellen selbst unaufgeklärt ist, ein volles Verständnis nicht zu gewinnen. Hamann hat zwar junge Echiniden und Asteriden untersucht, doch scheinen ihm auch die jüngsten Stadien (z. B. Seeigel von 1—2 mm) keinen Aufschluß über die Herkunft der Urkeimzellen, die zu dieser Zeit schon in Spalträumen des Bindegewebes (Genitalröhren) liegen, gegeben zu haben. Wahrscheinlich erfolgt ihre Ablösung vom Mutterboden schon früher. Das aber ist natürlich der springende Punkt der ganzen Frage.

Die großen Übereinstimmungen, welche die Geschlechtsorgane der Echinodermenklassen besonders in histologischer und anatomi-

scher Beziehung (amöboide Urkeimzellen, Genitalröhren, die im Schizocöl liegen) unter einander aufzuweisen scheinen, lassen sich natürlich genau ebensogut dadurch erklären, daß diese Grundlagen im Bau der Organe von einer gemeinsamen Stammform auf jede Klasse ererbt sind, als durch die Annahme der Entstehung von einer Klasse aus der anderen. Vermutlich wird sich die Entstehung der Geschlechtsorgane im Prinzip so darstellen, daß Zellen des Cölomepithels in das unterliegende Bindegewebe einwandern und sich zu Keimzellen entwickeln. Bei den Wirbeltieren, die in mehr als einer Beziehung in Hauptpunkten ihres Baues Annäherungen an die Echinodermen erkennen lassen, wird in ganz ähnlicher Weise ein Eindringen der Zellen des Cölomepithels in das Bindegewebe (teilweise wohl direkt durch amöboides Einwandern) und ein Reifen der Zellen an dieser Stelle beobachtet. Natürlich bietet das Verhalten der Echinodermen manche Besonderheiten, vor allem die Anhäufung der Zellen in Spalträumen des Bindegewebes und die Reifung in besonderen Austülpungen der der Genitalröhren. In letzterer Beziehung zeigen die verschiedenen Klassen wieder sehr bedeutende Abweichungen voneinander. Wir sehen, wie auch hier wieder ein Organsystem, das ursprünglich dem Körperstamm der Pentactula eigen war, bei einem Teil der Cölomachiroten in die Arme hinübergenommen wird, und wie ihm allmählich, selbst wenn es im Körperstamm bleibt, bei Echiniden und Ophiuriden die radiäre Gliederung aufgeprägt wird. Auch hier zeigen die Holothurioideen ursprünglichere Verhältnisse, da sich bei ihnen die Geschlechtschläuche und höchst wahrscheinlich auch die Genitalröhren in bilateral symmetrischer Anordnung zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums, diesem uralten Rest ehemaliger bilateraler Gliederung bei allen Echinodermen, entwickeln. In der Entstehung der Leibeshöhle und des dorsalen Mesenteriums finden sich Übereinstimmungen zwischen dem Wirbeltier- und dem Echinodermenstamm, und würde diese Übereinstimmung eine Erweiterung finden, wenn wir die Lage und Anordnung der Geschlechtsorgane bei den Holothurien als das ursprüngliche, die radiäre Gliederung dieses Organsystems bei den anderen Klassen als das sekundär erworbene ansehen. Dem steht aber nichts im Wege als das, wie ich nachzuweisen versucht habe, unbegründete Vorurteil, welches die meisten Autoren den Holothurien entgegengebracht haben. Natürlich müßte die Einfachheit ihrer Organisation eine durch Reduktion erworbene sein, wenn man sie von Echiniden ableitet. Aber einer derartigen Ableitung

stehen so viele schwerwiegende Gründe entgegen, und eine selbständige Entwickelung des Holothurienstammes aus einer gemeinschaftlichen Stammform ist so viel plausibler und so gut mit allen bekannten Thatsachen zu vereinigen, daß wir die Behauptung, die Einfachheit der Holothurienorganisation und ihre unvollkommene radiäre Gliederung sei durch Reduktion entstanden, als eine völlig unbewiesene auf sich beruhen lassen können. Darm, Leibeshöhle, Mesenterium zeigen bei ihnen viel deutlicher als bei den anderen Klassen Überreste des ehemaligen bilateralen Zustandes. Ebenso verhält es sich mit den Geschlechtsorganen, die in den meisten und ältesten Formen zu den beiden Seiten des dorsalen Mesenteriums zur Entwickelung kommen. Nur in der Gruppe der Aspidochiroten erfolgt die Entwickelung bloss zu einer Seite des Mesenteriums, ein Verhältnis, das zweifelsohne sekundär und etwa ebenso aufzufassen ist, wie die einseitige Ausbildung des Eierstocks beim Vogel. Die ursprünglich bilaterale Genitalanlage sehen wir dann in den übrigen Echinodermenklassen verfünffacht, ebenso wie wir Leibeshöhle, Mesenterium, Darm successive in jenen Klassen an der radiären Gliederung teilnehmen sahen; kann ja der ursprünglich ausnahmslos in Einzahl vorhandene Steinkanal schließlich ebenfalls verfünffacht werden. In letzterem Falle aber wissen wir mit Sicherheit durch die schönen Untersuchungen von Ludwig an Crinoiden, daß ein solches Verhalten auch ontogenetisch ein sekundäres ist.

So viel noch in entwickelungsgeschichtlicher wie vergleichend-anatomischer Hinsicht zu thun übrig bleibt, bis wir einen genügenden Einblick in Entwickelung und Bau des Genitalsystems bei Echinodermen erhalten haben werden, so läßt sich doch schon jetzt so viel sagen, daß auch dies Organsystem denselben Gesetzen folgt, deren Wirksamkeit ich bei der Gestaltung der anderen Organe des Echinodermenkörpers nachzuweisen versucht habe. Folgende Übersicht wird dies veranschaulichen.

1. Ursprünglicher Typus. Geschlechtsorgane paarig zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums (Holothurien; in der Gruppe der Aspidochiroten einseitige Ausbildung der Geschlechtsorgane).

2. Typus. Geschlechtsorgane zwar noch auf den Körperstamm beschränkt, aber schon der radiären Gliederung untergeordnet und daher verfünffacht. (Echiniden; bei den Ophiuriden erscheint es mir fraglich, ob die Beschränkung der Geschlechtsorgane auf die Scheibe nicht vielleicht erst wieder sekundär entstanden ist).

3. Typus. Geschlechtsorgane mit in die Arme aufgenommen (Asteriden, Crinoiden; letztere weisen bezüglich der Geschlechtsorgane sogar weitergehende Zustände der Decentralisation auf als die Asteriden, da bei ihnen die Keimzellen allein in Anhängen der Arme zur Reife kommen. In anderen Beziehungen war, wie wir sahen, der radiäre Typus und die Dezentralisation der Organe am stärksten bei den Asteriden ausgeprägt, was besonders deutlich durch das Verhalten des Darms zum Ausdruck kam).

Skelettsystem.

Dieses Organsystem zeigt am deutlichsten, wie notwendig es ist, bei vergleichend-anatomischen Untersuchungen sich einer auf die Berücksichtigung aller Organisationsverhältnisse basierten Methode der Vergleichung zu bedienen, und wie leicht gewisse, durch den causalen Zusammenhang leicht verständliche Analogieen als Homologieen imponieren. Allen Echinodermen ist gemeinsam, daß ihr Skelett, mag es nun schwach entwickelt sein (Synapta) oder eine zusammenhängende Schale bilden (Echinus), niemals wirklich eine einheitliche Masse bildet, wie beispielsweise bei den Mollusken, sondern stets aus einer großen Anzahl mehr oder weniger fest (bei den Holothurien gar nicht) verbundener Platten oder ähnlicher Gebilde zusammengesetzt ist. Ich lasse die Struktur dieser Platten, ihre Entstehung und besonderen Eigentümlichkeiten hier ganz aus dem Spiele, da ich bald in einer besonderen Arbeit darauf zurückzukommen hoffe, und verweise vorläufig auf meine früheren Untersuchungen (32, p. 288).

Der Umstand nun, daß das Skelett aus Reihen meist regelmäßig angeordneter Platten besteht und daß die Anordnung, wie ganz selbstverständlich, dem radiären Typus folgt, die Plattenreihen also in fünf-, zehn-, zwanzigfacher Anzahl vorhanden sind. die hierdurch entstehende ziemlich äußerliche Ähnlichkeit und die oberflächliche zahlenmäßige Übereinstimmung ist für die Forscher so überwältigend gewesen, hat ihnen einen mehr als äußerlichen Zusammenhang so selbstverständlich erscheinen lassen, daß die Frage, ob hier überhaupt echte Homologieen zwischen verschiedenen Klassen vorliegen, bisher noch gar keiner ernstlichen Diskussion unterzogen worden ist. Daß Homologieen vorhanden sind, gilt als ausgemacht; nur darüber streitet man, welche Plattenreihen man eigentlich homologisieren soll, und da die Homologieen ganz verschieden ausfallen je nach dem Punkt, von welchem man

ausgeht, den man als punctum fixum wählt, von dem man zu zählen beginnt, so ist man zu den allerverschiedenartigsten Resultaten gekommen, und unendliche Diskussionen haben sich an diese Fragen geknüpft.

Ausgehend von der räumlichen Anordnung der Platten kommt P. H. Carpenter (3) zu dem Schluß, daß die Genitalplatten der Echiniden den Basalia der Crinoiden homolog seien. Ludwig dagegen stellt (14) die Beziehungen zur Madreporenplatte (resp. dem primären Kelchporus) voran und findet nun in Gebilden, die am entgegengesetzten Pol der Crinoidenscheibe gelegen sind, das Homologon der Genitalplatten. Die eine Homologie scheint mir ebensowenig beweiskräftig begründet als die andere. Wenn auch der Interradius der Madreporenplatte oder besser des Rückenporus der Dipleurulalarve unverrückbar fest ist, so ist doch innerhalb dieses Interradius die Lage des Porus eine sehr wechselnde, bald liegt er nahe dem Oralpol, bald rückt er bis dicht an den Aboralpol heran. Es scheint mir nicht gerechtfertigt, Platten verschiedener Echinodermenklassen eigentlich bloß deshalb zu homologisieren, weil sie die Ausmündung des primären Steinkanals tragen, ganz gleich, ob diese Ausmündung sich nahe dem Oralpol oder am entgegengesetzten Körperende befindet. In Konsequenz solcher Anschauung kann man dann für die Interambulacralfelder der Echinoideen am Körper der Crinoideen kein morphologisches Äquivalent finden, sondern ist zu der Annahme gezwungen, „daß in dieser Hinsicht zwischen Echinoideen und Crinoideen ein fundamentaler Gegensatz besteht“. Wenn die strenge Durchführung der Homologie dahin führt, „fundamentale Gegensätze“ bezüglich wichtiger Skelettverhältnisse in den Kauf zu nehmen, und die Homologie selbst eigentlich mehr künstlich geschaffen, auf ein einziges Merkmal basiert und im übrigen durchaus nicht innerlich begründet ist, so möchte ich selbst gegen H. Ludwig, dessen vergleichende Methode sonst so tief durchgearbeitet und umfassend ist, die Ansicht vertreten, daß hier von Aufstellung von Homologieen vorläufig ganz abzusehen ist. Nicht besser und nicht schlechter bewiesen als diese Ludwig'schen Vergleiche sind die Homologieen, die Lovén (12) in seinen bewundernswerten Studien über die Echiniden aufgestellt hat, und die dann später von Carpenter in einem wichtigen Punkte rektifiziert sind. H. Carpenter (3) homologisiert die Zentralplatte von Marsupites und die Terminalplatte an der Basis des Larvenstiels bei Comatula mit der Subanalplatte der Echinoideen, die Basalia der Crinoiden (nicht

die Parabasalia, wie LOVÉN es wollte) mit den Genitalplatten der Echinoideen, endlich die Radialia der Crinoiden mit den Okularplatten der Echinoideen. LUDWIG hebt mit Recht hervor, „der ganze Beweis für diese Auffassung liegt darin, daß, wenn man von dem Mittelpunkt der dorsalen Oberfläche des Tieres ausgeht, bei den Crinoiden die Basalia, bei den Echinoideen die Genitalia die ersten Platten sind, welche stets und immer in der Richtung der Interradien angeordnet sind. Irgend welche unmittelbaren Beziehungen zu den inneren Organen des Tierkörpers sind bei dieser lediglich auf die räumliche Anordnungsweise jener Platten gegründeten Homologisierung nicht in Betracht gezogen worden.“

Hält man dazu den Umstand, daß, wie man auch bei der Vergleichung vorgeht, stets Skeletteile übrig bleiben, die sich nicht vergleichen lassen, die zu viel oder zu wenig sind, erwägt man ferner, daß die merkwürdige Streifung der Crinoidentafeln und das übereinstimmende Verhalten der Skeletttafeln der jungen Salenien und anderen Echiniden sich ohne Zweifel [1]) auf den gemeinsamen Entstehungsmodus der Skelettplatten aller Echinodermen aus dreistrahligen Nadeln, die sich in regelmäßiger Weise verästeln, zurückführen lassen wird, so scheint mir der beste Ausweg der zu sein, daß man annimmt, es liegen überhaupt keine wahren Homologieen, sondern nur sehr täuschende Analogieen vor. Was für Crinoiden und Echinoiden gilt, gilt in noch höherem Maße für Asteroideen und Holothurien. Ein gutes Beispiel dafür wie leicht man sich durch derartige Analogieen imponieren läßt, bildet Psolus. Diese Holothurie besitzt große, dachziegelartig übereinander gelagerte Kalkschuppen, die sich in ihrer Anordnung einigermaßen dem radiären Typus angeschmiegt haben. Sofort spricht man davon, daß bei dieser, im übrigen stark modifizierten Holothurie das orale System der Echiniden entwickelt sei, ohne im Stande zu sein, die Homologie auf etwas anderes zu basieren als

---

1) Es ist mir nicht möglich, ganz klar darüber zu werden, wie aus dem ursprünglichen Maschenwerk mit sechseckigen Löchern die Streifung entsteht, und welchen Zusammenhang beide Erscheinungen haben. Ich wurde zu spät auf die Frage aufmerksam, um sie noch durch eigene ontogenetische Beobachtungen prüfen zu können. Soweit ich aus den Abbildungen ersehen kann, spielt auch bei der Streifung der Winkel von 60^0, beziehentlich von 120^0 eine Rolle, und wird sich wohl sicher die Streifung auf die allgemeinen Gesetze zurückführen lassen, die die Skelettbildung aller Echinodermen beherrschen (32, p. 288).

auf eine ganz irrelevante äußerliche und verschwommene Ähnlichkeit [1]).

Ganz ähnlich, wie hier, wo das Vorhandensein von Homologieen im Skelettapparat von vornherein vorausgesetzt, und nun das annähernd Übereinstimmende künstlich herausgehoben und zusammengestellt wurde, ganz ähnlich ist es mit dem Kalkring der Holothurien gegangen. Daß er bei den Echiniden sein Homologon haben müßte, schien selbstverständlich. Zuerst wurde die Laterne der Echiniden herangezogen, aber nachdem Baur (1) den ziemlich unwiderleglichen Beweis von der Unmöglichkeit dieser Homologie geliefert hatte, wurde von ihm selbst eine neue, ebenso unvollkommen begründete Homologie herangezogen; er setzt nämlich die Aurikel der Seeigel nebst dem Teil der Schale, der ihnen als Ansatz dient, den Kalkringstücken der Holothurien gleich. Der Beweis für seine Auffassung stützt sich auf die oberflächliche und inkonstante Ähnlickheit, welche die Nerven und Wassergefäße in ihrer Topographie den Aurikeln und dem Kalkring gegenüber aufweisen. In einer früheren Arbeit (32, p. 404) habe ich gezeigt, daß man vergleichend-anatomisch und entwickelungsgeschichtlich nachweisen kann, daß die Kalkringglieder der Holothurien zunächst nur zur Stütze der Tentakeln dienen, und daß sich erst allmählich in dieser Gruppe innigere Beziehungen zu den Körpernerven und Wassergefäßen (Rinnenbildung, Durchbohrung der betreffenden Kalkringstücke) ausbilden. Noch viel augenfälliger liegen die Dinge bei den Echinoideen, wo die Aurikelfortsätze zweifelsohne in erster Linie den Kiefermuskeln zum Ansatz dienen und erst sekundär und wechselnd (Aurikelbogen bald offen, bald geschlossen) in Beziehung zu Nerven und Wassergefäßen treten. Besonders deutlich wird dies durch den Umstand illustriert, daß die Aurikelfortsätze bei den Spatangoiden, die zwar der Kiefer, nicht aber der Ambulacralwassergefäße und Nerven ermangeln, vollkommen fehlen. Schwerlich würden sie sich hier rückgebildet haben, wenn in der That ihre Beziehungen zu den

1) Die Gattung Psolus liefert ein recht augenfälliges Beispiel dafür, wie leicht sich in einem im übrigen radiär gebauten Tierkörper regellos zerstreute Elemente radiär gruppieren, sobald wie hier in Folge ihrer Größe ihre nachbarlichen Beziehungen zu einander eine Gruppierung vorteilhaft erscheinen lassen. Doch ist die Gruppierung stets noch sehr wenig fixiert, in der einen Spezies kaum nachweisbar, in einer anderen deutlicher hervortretend. Sie bleibt nicht ausschließlich auf den Oralpol beschränkt, sondern kann, obschon schwächer, auch am Analpol ausgeprägt sein.

letzterwähnten Gebilden so innige wären. Aber sogar unter den Kiefer besitzenden Seeigeln erweisen sich die Aurikel als höchst variable, inkonstante Bildungen; sind sie doch beispielsweise bei Clypeaster und Arachnoides Fortsätze der Ambulacralplatten, bei Mellita dagegen Fortsätze der Interambulacralplatten (22, p. 25).

Ich habe hier nur diejenigen Homologieen erwähnt, die den meisten Beifall und die meiste Aufnahme gefunden haben und in fast allen Lehrbüchern als Thatsachen vorgetragen werden. Wie es mit diesen Thatsachen aussieht, habe ich zu zeigen versucht, und kann mir wohl ersparen, noch andere, ganz in der Luft schwebende Homologieen namhaft zu machen und zurückzuweisen.

Ich will mit meinen Auseinandersetzungen durchaus nicht einen so radikalen Standpunkt vertreten, daß nun gar keine wahren Homologieen im Skelettsysteme der verschiedenen Klassen vorhanden sein könnten. Jedenfalls sind sie erst zu beweisen, und ganz anders zu beweisen, als dies bisher versucht worden ist. Es ist nicht ganz unmöglich, daß ein Stützapparat für die Primärtentakel, wie ihn die Pentactula von Synapta besitzt, schon der Stammform eigen gewesen ist, und daß im Anschluß daran sich gewisse Bildungen, zum Beispiel die Wirbel der Asteriden, entwickelt haben.

Einige Stütze findet diese Auffassung durch die Entwickelungsgeschichte der Wirbel (vgl. z. B. Ludwig 15, Tafel VI, Fig. 77), doch kann auch hier bis jetzt nur von einer entfernten Möglichkeit die Rede sein. Noch weniger Anhaltspunkte bieten in dieser Beziehung die Echinoideen und Crinoideen zu einer scharf durchführbaren Vergleichung unter sich oder mit den anderen Klassen. Die wahrscheinlichste Anschauung ist also die, daß die Stammform noch kein fest geordnetes Skelett besessen hat, vielleicht einen Stützapparat der Tentakel um den Mund und zerstreute Platten, Spicula oder Rädchen in der Haut; daß bei fortschreitender radiärer Gliederung und Verstärkung des Hautpanzers sich in jeder Gruppe für sich ein in Reihen geordneter fünfstrahliger Schuppenpanzer entwickelt hat, in ähnlicher Weise wie die Cystoideen eine derartige allmähliche Ordnung und radiäre Gruppierung des Panzers direkt vergleichend-anatomisch nachweisen lassen. Diese Anordnung der Skelettstücke ist aber in der Klasse der Crinoideen (Cystoideen und Crinoiden), Asteroideen, Echinoideen unabhängig für sich entstanden, und die höchst oberflächliche Ähnlichkeit der Bildungen ist leicht aus den ähnlichen Ent-

stehungsbedingungen, der fiederförmigen Verästelung des Wassergefäßsystems, die eine gewisse Segmentierung der Körperabschnitte hervorruft, und in besonderem Maße aus dem radiären Bau des ganzen Körpers, dem auch das Skelettsystem sich anschließt, zu erklären.

Hiermit schließe ich diesen Abschnitt, da ich glaube, daß die vergleichende Übersicht klar genug gezeigt, daß alle zwischen den Klassen auffindbaren Homologieen sich vollkommen aus der Beschaffenheit der pentactulaähnlichen Stammform erklären, daß aber keine Thatsache dafür spricht, daß eine Klasse durch die andere Klasse hindurchgegangen ist. Der Umstand, daß weitergehende Homologieen fehlen, daß jede Klasse in gewissen Beziehungen primitive, in anderen modifizierte Verhältnisse darbietet, daß, wenn wir irgend eine beliebige Klasse als die Stammgruppe betrachten, ungemein weitgehende Rückbildungen in allen anderen Gruppen angenommen werden müssen, Rückbildungen, die durch keine anderen Gründe wahrscheinlich gemacht werden, alles dies spricht deutlich genug dafür, daß auch vom vergleichend-anatomischen Standpunkte die Annahme einer frühzeitigen Divergenz der Echinodermenklassen aus einer Stammform vollauf begründet ist.

4. Herkunft der Stammform (Pentactaea).

Sollte es mir geglückt sein, die Wahrscheinlichkeit nachzuweisen, daß die verschiedenen Echinodermenklassen sich divergent aus einer gemeinsamen, sehr einfach organisierten Stammform (Pentactaea) entwickelt haben, so bin ich mir doch wohl bewußt, damit noch keinerlei Aufschluß über Herkunft und Entstehung des Echinodermenstammes als solchen gebracht zu haben. Pentactaea war schon ein wahres Echinoderm, ein sehr einfach gebautes, primitives, aber der Typus ist ihr schon so stark aufgeprägt, daß durch ein Herausheben dieser Form noch kein Licht auf die Entstehung des Typus selbst verbreitet wird. Wenn ich nun im folgenden versuchen will, die Phylogenie unseres Tierstammes noch weiter zurück zu verfolgen, so muß ich gleich vorausschicken, daß solche Erwägungen sich auf die Hervorhebung der allgemeinsten Entwickelungsmomente beschränken müssen, daß aber eine schärfere Bestimmung der Entwickelungsetappen unmöglich wird. Die vergleichende Anatomie läßt uns hier in bedenklicher Weise im Stich, obwohl sie immerhin noch einige Anhaltspunkte liefert. Leider ist aber auch die Ontogenie durchgehends gerade in einem

Kernpunkt cenogenetisch modifiziert. Dennoch will ich wenigstens die Hauptmomente hervorheben und zu zeigen versuchen, daß die Entstehung des Echinodermentypus an sich nicht etwas so absolut Fremdartiges, Unverständliches ist, wie meistens angenommen wird.

Verhältnis der radiären Larve (Pentactula) zur bilateralen Larve (Dipleurula).

Wenn man von Echinodermenlarven spricht, hat man gewöhnlich mehr die bilateralen, mit einer sogenannten longitudinalen Wimperschnur versehenen Formen im Sinn als die von mir schärfer charakterisierte Pentactulalarve. Letztere repräsentiert ein späteres Stadium, ist nach einem amphipleuren Typus gebaut und verdient vielleicht besser die Bezeichnung einer Jugendform als einer Larve. Die bilateralen (dipleuren) Larven sind im ganzen ebenfalls sehr gleichförmig gebaut; nur die äußere Form des Körpers mit ihren Fortsatzbildungen variiert ungemein, so daß man die betreffenden Formen mit besonderen Namen: Pluteus, Brachiolaria, Bipinnaria, Auricularia etc. belegt hat. Diese Variationen der Körperform interessieren uns hier zunächst nur in zweiter Linie, und da sie in der That sekundär sind und sich leicht samt und sonders auf eine gemeinsame Grundform zurückführen lassen, so schlage ich vor, als Sammelnamen für diesen Larventypus die Bezeichnung: Dipleurulalarve zu wählen.

Die Dipleurulalarve wurde lange Zeit hindurch von den Forschern für eine durchaus palingenetische Larvenform gehalten, das heißt, man glaubte, daß sie in ziemlich treuer Weise einen Zustand reproduziere, der bei der phylogenetischen Entwickelung des Echinodermenstammes vor langer Zeit wirklich durchlaufen worden sei. Neuerdings macht sich gegen diese Auffassung eine Reaktion geltend. Man will nichts davon wissen, daß die Dipleurulalarven Entwickelungszustände repräsentierten, welche in der Stammesentwickelung eine Rolle gespielt haben, sieht sie einfach für freischwimmende Gastrulae an, die eben wegen dieser freien, pelagischen Lebensweise eine gewisse bilaterale Ausbildung empfangen haben, wie solches ja auch anderwärts häufig beobachtet wird. Mit den Wimperschnüren vollends glaubt man nichts anfangen zu können; ließen sich ja bisher die Asteridenlarven in dieser Beziehung gar nicht mit den Dipleurulalarven anderer Klassen vergleichen, und besitzen dagegen ganz getrennt stehende Klassen, wie die Echiniden und Ophiuriden, die gemeinsame Di-

pleurulalarve des Pluteus. Diese Einwürfe will ich der Reihe nach näher untersuchen.

Ich sehe zunächst von Lage von Mund und After, ihrem Übergang in den bleibenden Zustand, oder ihrer Neubildung ab, da ich auf diese Punkte an anderer Stelle zurückkomme. Um zunächst eine Kernfrage zu behandeln, so sprechen, wie ich glaube, ganz unzweideutige Anzeichen dafür, daß der bilaterale Typus von der Dipleurulalarve nicht erst durch ihre Lebensweise erworben ist, sondern sich deutlich als ein von einer bilateralen Stammform ererbter Zustand dokumentiert.

Zunächst sei hervorgehoben, daß selbst, wenn das pelagische Jugendstadium ganz übersprungen wird, wie zum Beispiel bei Amphiura squamata, der Embryo, ehe er in das Pentactulastadium tritt, einen Zustand durchläuft, der die bilaterale Symmetrie seines gesamten Baues zwar versteckt, aber deshalb doch unzweideutig erkennen läßt (16, p. 13 ff.). Die Zähigkeit, mit der hier der bilaterale Charakter festgehalten wird, weist darauf hin, daß wir es dabei mit einer tief in der Stammesgeschichte wurzelnden, fest durch Vererbung fixierten Eigentümlichkeit zu thun haben, nicht mit einer oberflächlichen Anpassung.

Weit wichtiger und beweisender scheint mir aber der Umstand zu sein, daß sowohl das Mesenchym als auch die Leibeshöhle durchaus bilateral symmetrisch angelegt werden, und daß sich unverkennbare Spuren dieser Art der Entstehung vergleichend-anatomisch bei den ausgebildeten, radiär gegliederten Echinodermen im dorsalen Mesenterium selbst dann noch nachweisen lassen, wenn sekundär die Zahl der Mesenterien verfünffacht, dem radiären Typus untergeordnet ist, wie bei den Asteriden. Immer ist dann noch das primäre, dorsale Mesenterium, das durch Aneinanderlegen der Wandungen der Cölomtaschen entstanden ist und konstant im Interradius der Madreporenplatte liegt, durch die Duplicität seiner Wandung vor den anderen sekundären Septen ausgezeichnet (p. 206).

Da, wo der Darm sich stark windet, findet das Mesenterium sekundär auch in anderen Interradien als demjenigen des Rückenporus seine Anheftung, so bei Holothurien und Echiniden; bei Crinoiden vertauscht es sogar seine vertikale Stellung mit einer horizontalen (Taf. XII, Fig. 3). Diese Abweichungen sind ganz nebensächlich und lassen sich entwickelungsgeschichtlich ebenso leicht erklären, wie zum Beispiel bei den Wirbeltieren, wo das ursprünglich genau median gelegene Mesogastrium, Mesenterium,

Mesocolon infolge von Drehungen und Windungen des Darms sekundär in ganz ähnlicher Weise seine Lage verändert und neue Anheftungsstellen an der Leibeswand gewinnt.

Die bilaterale Entstehung der Leibeshöhle, die ihren bleibenden Ausdruck in dem dorsalen Mesenterium findet, ist somit ein vollgültiger Beweis dafür, daß die bilaterale Symmetrie der Dipleurula mehr ist als bloße Larvenanpassung.

Alle Echinodermen zeigen mithin mehr oder weniger versteckt eine bilaterale Symmetrie, die ein Erbteil bilateraler Ahnen ist. Dieselbe ist streng zu scheiden von einer anderen bilateralen Symmetrie, die sekundär nach Ausbildung des radiären Typus auftritt und ihre Erklärung wohl einfach in der Lebensweise findet. Die bilateralen Stammeltern der Echinodermen waren freischwimmende Tiere; durch festsitzende Lebensweise wandelten sich ihre Nachkommen im Laufe der Zeit in Strahltiere um. Letztere, die sich größtenteils wieder abgelöst haben und frei auf dem Meeresgrunde herumkriechen, beginnen allmählich wieder den strahligen Bau ihres Körpers zugunsten einer neu auftretenden bilateralen Symmetrie zu unterdrücken. Diese Symmetrie kann mit der ehemaligen ererbten Symmetrie zusammenfallen, wie bei den Holothurien, deren Medianebene durch das dorsale Mesenterium bezeichnet wird; sie kann aber auch von derselben mehr oder weniger unabhängig sein, wie z. B. bei den Echinoideen (vgl. über diesen Punkt die Arbeiten von Lovén (12, 13) und Ludwig (14, pag. 331, Taf. XIII, Fig. 13, 14). Ob auch die Wassergefäßanlage ursprünglich eine bilateral symmetrische Bildung ist, wie Metschnikoff behauptet, ist sehr zweifelhaft.

Wenn es somit keine Mühe macht, die Ursprünglichkeit der Dipleurulalarven hinsichtlich ihres bilateralen Baues zu beweisen, so ist es schon schwieriger, über die morphologische Bedeutung der Wimperschnüre ein Urteil abzugeben.

Unzweifelhaft enthalten diese Bildungen außerordentlich vieles, was als sekundäre Anpassung zu bezeichnen ist. Die merkwürdigen Schnörkel, Fortsatz- und Armbildungen der Larven sind entschieden bloß sekundäre Anpassungen, die dazu dienen, die wimpertragende Oberfläche zu vergrößern. Doch ist wesentlich und darf nicht gering angeschlagen werden, daß stets derselbe Typus in der Anordnung der Wimperschnüre gewahrt bleibt. Früher meinte man, die Asteridenlarven repräsentierten hinsichtlich der Anordnung ihrer Wimperschnüre einen

besonderen Typus, der sich mit demjenigen der übrigen Klassen nicht vereinigen ließe. Ich habe aber im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt, daß dies ein Irrtum ist, daß sämtliche Dipleurulalarven zwei Wimperschnüre besitzen, eine adorale und eine postorale, und daß die ganze Verschiedenheit darauf beruht, daß bei den Asteridenlarven die adorale Wimperschlinge sich an der Bildung des vorderen Ventralfeldes beteiligt, daß bei den übrigen Larven dies nicht der Fall ist (pag. 851, Taf. IX).

Wenn sich somit die Asteridenlarven dem allgemeinen Typus sehr wohl unterordnen, ist es andererseits ein großer Irrtum, zu sagen: Echiniden und Ophiuriden, zwei weit voneinander entfernte Klassen, besitzen dieselbe Larvenform, den Pluteus; verwandte Klassen dagegen, wie Asteriden und Ophiuriden, weichen rücksichtlich ihrer Larven weit voneinander ab. Daraus geht hervor, daß sämtliche Übereinstimmungen der bilateralen Larve rein zufällige, durch analoge Lebensweise erworbene sind und keinen Rückschluß auf die Stammesgeschichte gestatten. Gegen eine solche Beweisführung läßt sich manches geltend machen. Ich will nur einen, wir mir scheint, entscheidenden Gegengrund anführen. Die Pluteuslarven der Echiniden und Ophiuriden besitzen außer dem Namen und einer ganz äußerlichen Formähnlichkeit nicht mehr Übereinstimmungen untereinander als mit den Larven der anderen Klassen. Besonders den Auricularien stehen die Ophiuridenpluteus in manchen Beziehungen (Nervenstreifen) näher als den Echinidenpluteus. Die Armbildungen der Ophiuriden- und Echinidenpluteus sind ganz und gar nicht aufeinander zurückzuführen, da sie Ausbuchtungen ganz verschiedener Körperstellen entsprechen. Dies war schon J. Müller genau bekannt und kann bei genauerer Betrachtung seines übersichtlichen Schemas (21, Taf. II) leicht erkannt werden.

Weil nun die Larven der Ophiuriden und Echiniden einerseits, der Asteriden und Holothurien andererseits untereinander eine gewisse Formähnlichkeit besitzen, die sich bei genauerer Untersuchung als eine oberflächliche, analoge erweist, sind wir noch lange nicht berechtigt, deshalb alle Übereinstimmungen im Bau dieser Larven für oberflächliche, blos analoge zu erklären.

Die Anordnung der Wimperschnüre, die Lage von Mund und After, das Verhalten der Körperaxe zur Axe der Gastrula ist in allen Dipleurulalarven wirklich homolog. Wie weit wir aber aus diesem übereinstimmenden Verhalten der Larven Rückschlüsse auf

die Organisation der bilateralen Vorfahren der Echinodermen machen dürfen, ist ungemein schwierig zu beantworten. Ich glaube jedoch, daß man wohl berechtigt ist, bis zu einem gewissen Grade und mit einigen, gleich schärfer zu präzisierenden Einschränkungen ähnliche Organisationsverhältnisse bei der bilateralen Stammform der Echinodermen vorauszusetzen.

Dabei muß man sich immer bewußt bleiben, daß die Dipleurulalarven offenbar vielerlei cenogenetische Modifikationen aufweisen, deren genaue Erkenntnis für das Verständnis der Echinodermenentwickelung Grundbedingung ist.

Die Anlagen der Leibeshöhle und des Wassergefäßsystems finden sich in der typischen Dipleurulalarve nur als „Anlagen" ausgebildet; besonders die Cölomtaschen sind in der Dipleurula entschieden funktionslos, und es kann für mich kein Zweifel herrschen, daß diese Bildungen aus einem phylogenetisch älteren Entwicklungsstadium in das jüngere Stadium aufgenommen, antecipiert sind. Die vorliegenden Dipleurularven enthalten die Vermischung zweier phylogenetischer Stadien:

1) Bilaterale Tiere ohne Leibeshöhle und Wassergefäßsystem. Die Körperaxe steht senkrecht zur Gastrulaaxe. Zwischen den primären Keimblättern ist eine Gallerte ausgeschieden, die ausgewanderte Entodermzellen (Mesenchymzellen) enthält

2) Bilaterale Tiere mit einer Leibeshöhle, die aus paarigen Darmausstülpungen hervorgegangen ist (Enterocöl).

Gleichzeitig ist wahrscheinlich in Verbindung mit der Leibeshöhle das sogenannte Hydrocöl entstanden, das durch den Rückenporus frei nach außen mündet. Über die morphologische und physiologische Bedeutung letzterer Bildung, von der es zweifelhaft ist, ob sie zunächst symmetrisch oder gleich asymmetrisch entwickelt war, lassen sich kaum Vermutungen äußern.

Diese beiden, phylogenetisch durch eine weite Kluft getrennten Organisationsstufen finden sich in der Dipleurulalarve cenogenetisch vereinigt. Keine Spekulation vermag bis jetzt die Kluft zu überbrücken und zu veranschaulichen, wie das eine Stadium wirklich aus dem andern hervorgegangen ist, denn hier läßt uns — soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen — auch die Ontogenie völlig im Stich.

Das zweite Organisationsstadium, das meiner Ansicht nach mit dem ersten vermischt in der Dipleurulalarve enthalten ist, kommt zudem niemals rein zur Entfaltung. Sobald die Hydroenterocölanlage so weit fertig entwickelt ist, daß sie in Funktion

treten kann, erfolgt jedesmal sofort und so unvermittelt, daß hier eine außerordentlich starke Cenogenese zu Tage tritt, der Übergang in den radiären Typus, der Eintritt in das Pentactulastadium.

In dieser Arbeit habe ich es mir im wesentlichen zur Aufgabe gestellt, die Entstehung des radiären Echinoderms und seine phyletische Weiterentwickelung zu untersuchen. Ich lasse daher die Frage, wie aus der bilateralen Ahnenform ohne Leibeshöhle ein Bilateraltier mit Leibeshöhle und Wassergefäßsystem hervorgegangen ist, ganz auf sich beruhen. Diese Frage deckt sich zudem in vielen Punkten mit einem größeren Problem der Morphologie: der Entstehung der Leibeshöhle im gesamten Tierreich.

Ich will nur noch kurz auf die tonnenförmigen Larven mit Wimperreifen eingehen, wie wir sie von Antedon und bei den Holothurien als sogenanntes Puppenstadium kennen.

Ich halte die Entwickelung der Wimperreifen für eine sekundäre Anpassung, die der Dipleurula gestattet, sich in die Pentactula umzugestalten, ohne dabei vorläufig ihr pelagisches Leben aufzugeben. Indem sich die radiäre Anordnung des inneren Baues auch auf die Körperform erstreckt, accommodiert sich die bilaterale Wimperschnur den veränderten Verhältnissen und formt sich in eine Anzahl von Wimperringen um. Das ist das Verhältnis bei Holothurien. Bei Antedon wird das Dipleurulastadium ganz übersprungen, wenigstens in der äußeren Form; im inneren Bau sehen wir z. B. in der Entwickelung der Leibeshöhle deutlich die ursprüngliche bilaterale Symmetrie hervortreten. Äußerlich aber kommt es gar nicht zur Ausbildung einer Dipleurulalarve, sondern die Wimperschnüre legen sich gleich in Form von Ringen an.

Diese Verhältnisse halte ich sowohl bei Holothurien als auch bei Antedon für sekundäre, und sind daher die betreffenden Larvenformen in dieser Beziehung nicht als palingenetisch aufzufassen. Auch scheint sicher zu sein, daß die betreffende Anordnung der Wimperreifen bei den Larven sich unabhängig in beiden Klassen entwickelt hat. Bei Holothurien kommen fünf, bei Antedon aber nur vier Wimperreifen zur Entwickelung. Es ist also unmöglich, beide Typen zu vereinigen oder aufeinander zurückzuführen. Beide geben aber ein gutes Beispiel dafür, daß ähnliche Ursachen ähnliche Formen ganz unabhängig voneinander hervorbringen können, ohne daß es sich dabei um echte Homologieen zu handeln braucht.

Entstehung des radiären Baues. Cormustheorie.

Wenn man heutzutage einen Morphologen fragen würde, wie er sich den radiären Bau der Cölenteraten entstanden denke, so würde man wohl in den meisten Fällen die Antwort erhalten, daß der strahlige Typus dieser Tiergruppe durch die festsitzende Lebensweise zu erklären sei, die für die Cölenteraten die Regel ist. Freischwimmende Lebensweise bei den jetzt lebenden Cölenteraten läßt sich, wo sie auftritt, gewöhnlich direkt ontogenetisch als eine sekundär erworbene Eigentümlichkeit erkennen. Wo dies nicht der Fall ist, sind doch in allen Fällen die Fachkenner geneigt, die betreffenden Formen phylogenetisch von festsitzenden Stammeltern abzuleiten.

Es ist an und für sich ja auch leicht einzusehen, wie durch Aufgabe der freien Ortsbewegung die Axe, welche bis dahin als die Axe der Bewegungsrichtung eine besondere Stellung im Körper einnahm, diese Bedeutung verliert, und alle Vertikalebenen, die durch die Anwachsungsstelle gehen, räumlich einander gleichwertig werden.

Zögert somit niemand, den radiären Bau der Cölenteraten aus ihrer festsitzenden Lebensweise zu erklären, so herrscht unter den Morphologen eine entschiedene Abneigung dagegen, den strahligen Typus der Echinodermen auf die nämliche Ursache zurückzuführen.

Hier sind es teilweise sehr richtige vergleichend-anatomische Erwägungen, die viele Morphologen zurückhalten, die Crinoidenklasse an die Wurzel des Stammbaums zu setzen und aus ihr die übrigen Klassen abzuleiten, eine Konsequenz, die man fälschlicherweise ziehen zu müssen glaubte, wenn man den radiären Bau des Stammes auf festsitzende Lebensweise zurückführte. So hat man denn zu anderen Erklärungsgründen seine Zuflucht genommen. Giebt man die Berechtigung der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Anschauungen zu und nimmt man mit mir an, daß die Echinodermenklassen sich divergent aus einer gemeinsamen, sehr einfach organisierten Stammform entwickelt haben, die ontogenetich von der Pentactulalarve reproduziert wird, so schwindet jede Schwierigkeit, wenn man sich diese Stammform als gestielte vorstellt. Damit wird sie noch nicht im entferntesten zu einer Crinoide; sie ist vielmehr von dieser Klasse genau eben soweit entfernt als von den übrigen. Wenn jene Klasse in dem Besitz eines Stiels mit der Stammform übereinstimmt, so ergeben sich

dafür in der sehr modifizierten Ausbildung vor allem des Wassergefäßsystems und der Leibeshöhle Differenzen, die die Crinoiden als besonders stark abgeänderte Echinodermen erscheinen lassen.

Ich nehme an, daß die bilaterale Stammform, die schon eine aus paarigen Darmausstülpungen entstandene Leibeshöhle und ein (vielleicht zunächst exkretorisches) Hydrocöl besaß, sich aus irgend einem Grunde, den wir jetzt nicht mehr ermitteln können, festgesetzt hat.

Wie fast alle festsitzenden Tiere entwickelte diese nun fixierte Dipleurula ein Tentakelsystem um den Mund, anfangs wahrscheinlich solide Hauttentakel, die der Nahrungsbeschaffung dienten; wenig später erstreckten sich Ausstülpungen des Wassergefäßsystems in die Tentakel, die damit die sehr ausgeprägte Funktion der Respiration erhielten.

Diese Tentakel umgaben zunächst in beliebiger Anzahl und, wie natürlich, in radiärer Anordnung den Mund. Später fixierte sich aus irgend einem Grunde die Fünfzahl. Dabei ergab sich folgende Anordnung, daß ein Tentakel in der ehemaligen Medianebene (dorsoventralen Medianebene) also dem dorsalen Mesenterium gegenüberlag und somit als ventraler unpaarer Tentakel ausgezeichnet war. Damit war ein radiärer Typus gegeben, den wir als bilateral-radialen (amphipleuren) bezeichnen können, und der sich noch mehr oder weniger deutlich in allen Echinodermenklassen wiedererkennen läßt. Nur bei den Crinoiden ist er fast völlig verwischt, ist zu einem „regulär-radialen“ geworden und kann nur noch vermittelst der Entwicklungsgeschichte aufgefunden werden.

Die so entstandene radiäre Gliederung, welche sich zunächst in dem Tentakelsystem ausprägte, das den Mund umgab, und welche anfangs auf das Wassergefäßsystem beschränkt blieb, begann dann ganz allmählich und Schritt vor Schritt die übrigen Organe des Körpers zu beeinflussen. Nervensystem, Genitalsystem, Leibeshöhle, endlich auch der Darm ordnen sich successive diesem Typus unter, und sowohl die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte als der vergleichenden Anatomie lassen sich viel besser von diesem Gesichtspunkte aus verstehen, als wenn man die mangelnde radiäre Gliederung, z. B. des Darms bei Holothurioideen, Echinoideen, Crinoideen als ein Resultat von Rückbildung auffaßt.

Der Umstand, daß der radiäre Bau von dem zunächst nur hydrocölen Tentakelsystem ausgeht, daß sich aber allmählich die übrigen Organe bei verschiedenen Klassen beim Aufbau der Ten-

takel beteiligen, und zwar vor allem die Leibeshöhle, in weiterer Folge aber auch Geschlechtsorgane und Darm, führt zu einer immer selbständigeren Entwickelung dieser Gebilde, die man dann (bei sämtlichen Cölomachiroten) als Arme bezeichnet. Die fortschreitende Armentwickelung bei den Cölomachiroten können wir somit als eine fortschreitende Dezentralisation auffassen, die zu gunsten der Tentakel oder Arme auf Kosten des Körperstamms (der Scheibe) stattfindet.

Den höchsten Grad hat diese Dezentralisation, diese Selbständigkeit der Arme bei den Asteriden erreicht, wo sie so weit geht, daß ein Arm sich ablösen, selbständig weiterleben und den ganzen Organismus neu reproduzieren kann. (Die zahlreichen Beispiele hierfür siehe in HAECKEL: Die Kometenform der Seesterne. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 30, Suppl. 1878, und SIMROTH: Anatomie u. Schizogonie. Ibidem Bd. 28, 1877.) Hier hat dann jeder Arm eine solche Selbständigkeit erlangt, daß wir nicht mehr genau die Grenze zwischen Organ und Person aufrecht erhalten können und anerkennen müssen, daß aus einem Organ im Laufe der Zeit ein Gebilde geworden ist, das unter Umständen als selbständige Person auftritt.

Dann kann man in gewissem Sinne den Asteridenkörper als einen Cormus ansehen, der aus einer Anzahl von relativ selbständigen Armpersonen besteht. Dazu ist man durch die physiologischen Thatsachen der Ablösung, des Weiterlebens des abgelösten Arms, der Ergänzung des ganzen Tieres aus einem solchen wohl berechtigt.

Die sogenannte Cormustheorie, die von HAECKEL in seiner generellen Morphologie aufgestellt und ausführlicher in seinem Aufsatz: Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschrift für wissensch. Zool. 30. Band, Supplement. 1878, begründet worden ist, geht von dem vollkommen richtigen Gesichtspunkte aus, daß bei gewißen Asteriden die Arme den physiologischen Wert von Personen erlangt haben.

Dieser Teil der Hypothese ist unanfechtbar, wohl gemerkt immer nur dann, wenn man allein gewisse Asteridenformen im Auge hat.

Dagegen läßt sich der zweite Teil der Hypothese, der in der Vorstellung gipfelt, daß man aus dieser physiologischen Thatsache einen Rückschluß auf die Entstehung des Cormus machen dürfe, nicht mehr aufrecht erhalten. Ontogenetisch erhielt diese Vorstellung durch die ältere Auffassung der Echinodermen-

entwickelung eine Stütze, die in der Umbildung der Dipleurulalarve in das Radiärtier einen Generationswechsel erblickte. In der That schien es früher auf Grund von Untersuchungen, die mit einfacheren Hilfsmitteln angestellt mehr die äußeren Verhältnisse ins Auge faßten, daß sich das Echinoderm durch eine sternförmige Art von Knospung als Tierstock aus der bilateralen Amme hervorbilde, wobei jede Knospe einer Person entsprechen würde. Diese Auffassung läßt sich aber unmöglich mit den neuerdings festgestellten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen vereinigen. Ich brauche hierauf nicht weiter einzugehen, da die Thatsachen zu deutlich sprechen und wir eine ganze Reihe von vortrefflichen Ausführungen verschiedener Autoren über diesen Punkt besitzen.

Ebenso wie es physiologische Thatsache ist, daß die Arme gewisser Asteriden unter Umständen als selbständige Personen auftreten können, ebenso ist es eine entwicklungsgeschichtliche Thatsache, daß diese Personen nicht durch sternförmige Knospung aus einer zentral gelegenen Person, der Amme, hervorgegangen sind, sondern daß sie ontogenetisch als Organe, nämlich Tentakel, angelegt werden, an deren Aufbau sich zunächst nur die Körperdecke und das Wassergefäßsystem beteiligt; fast unmittelbar schließt sich das Nervensystem an, es folgen in manchen Klassen die Leibeshöhle und zuweilen auch der Darm. Ich habe zu beweisen versucht, daß dieser Entwicklungsgang bei der Bildung der Arme auch der Weg gewesen ist, den die Phylogenie eingeschlagen hat. Das Ziel, eine vollkommene Dezentralisation, ist in den verschiedenen Klassen und auch innerhalb der einzelnen, nur in sehr verschiedenem Maße erreicht worden. Am vollkommensten bei gewissen Asteriden (Ophidiaster, Labidiaster, Brisinga etc.), wo fast alle Organe, die ehemals auf den Körperstamm (die Scheibe) beschränkt waren, sich in die Arme hineinerstrecken, und die Arme sich freiwillig als selbständige Personen ablösen und die Scheibe und übrigen Arme reproduzieren können.

Da die Arme nicht sogleich als Personen angelegt werden, wir sie also nicht als Knospen auffassen können, bleibt für die Erklärung des strahligen Baues und der fortschreitenden Dezentralisation nur die Annahme übrig, diese Eigentümlichkeiten seien durch festsitzende Lebensweise erworben worden. So plau-

sibel wohl diese Erklärung erscheinen dürfte, so schwierig ist es, für dieselbe thatsächliche Beweise beizubringen. Ich gestehe, daß mir dies nicht gelungen ist; ich kann also nicht beweisen, sondern nur wahrscheinlich machen.

Von den jetzt lebenden Echinodermenklassen finden sich festsitzende Vertreter nur in der Klasse der Crinoiden. Es ist ganz unmöglich, aus dieser Klasse die übrigen Echinodermen abzuleiten, wie manche Autoren es wollen.

Wer Organsysteme beliebig kommen und verschwinden läßt, den Tierkörper in seiner Phantasie umformt und umknetet, als bestände er aus Wachs, dem wird diese Ableitung vielleicht gelingen — sie durchzuführen und vergleichend-anatomisch zu begründen hat bisher niemand versucht.

Geht man dagegen auf die Pentactula zurück und nimmt man diese als gestielt an, so ist von dieser Stammform aus nicht nur, wie oben gezeigt, eine einleuchtende und ungezwungene Ableitung der verschiedenen Klassen möglich, sondern auch der Umstand, daß der Strahlentypus verschieden stark bei den verschiedenen Klassen ausgeprägt ist, läßt sich ohne Schwierigkeit so erklären, daß die Stammeltern der Klassen sich mehr oder weniger früh wieder abgelöst haben. Die Stammformen der Crinoiden und der Asteriden, in welchen beiden Klassen der strahlige Bau die höchste Ausbildung erreicht hat, müßten demnach geschichtlich am längsten festgesessen haben. Dies trifft zu, denn in den Crinoidenklassen finden wir noch heute viele festsitzende Vertreter, und selbst die freilebenden, wie Antedon, haben gestielte Jugendstadien. Bei Asteriden sind neuerdings verschiedene Formen bekannt geworden (Caulaster pedunculatus E. Perrier. Compt. rend. 26. Dez. 1882, und Ilyaster mirabilis. D. C. Danielssen og J. Koren: Fra den norske Nordhavesexpedition. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Bd. 38), welche einen Rückenfortsatz der Scheibe besitzen, der die Vermutung nahe legt, daß die Tiere mit diesem Fortsatze in ihrer Jugend an den Boden festgeheftet gewesen sind.

Wie mir Prof. E. von Martens mitteilt, zeigen oft auch junge Exemplare von Astropecten kurze konische Hervorragungen in der Mitte des Scheibenrückens. Augenblicklich lassen sich auf letztere Thatsachen noch keine allzu weitgehenden Schlüsse bauen, doch ist zu hoffen, daß hier die Entwicklungsgeschichte uns bald sichrere Handhaben liefern wird.

Sollte sich herausstellen, daß eine Anzahl von Asteriden noch

wirklich gestielte Jugendformen, gestielte Pentactulalarven besitzt, so würde die oben vorgetragene Vorstellung von der Entstehung des radiären Baues eine neue Stütze gewinnen. Daß sich bei Echiniden und Holothurien keine gestielten Pentactulalarven mehr finden, wird dann leicht durch die auch vergleichend-anatomisch postulierte Annahme erklärt, daß die Stammeltern dieser Klassen sich früher abgelöst haben; bei ihnen wird das gestielte Stadium nun auch ontogenetisch ganz übersprungen.

Beziehungen zu anderen Tierstämmen.

Je weiter wir in der Stammesgeschichte der Echinodermen zurückgehen, je mehr wir uns demzufolge auf die rein ontogenetischen Thatsachen stützen müssen und die Hilfe der vergleichenden Anatomie entbehren, um so mehr weicht der feste Boden unter unseren Füßen. Je nachdem man die ontogenetischen Thatsachen gruppiert, dies für wesentlich, jenes für unwesentlich erklärt, kann man zu den allerverschiedensten Resultaten gelangen. Überhaupt hat man bisher nur ernstlich erörtert und konnte auch nur erörtern, zu welchen Tierstämmen, und eigentlich sogar nur zu welchen Larven die Dipleurulalarve Beziehungen zeigt. Dies ist aber natürlich eine höchst einseitige und unzulängliche Formulierung des Problems. Neuerdings hat man auch versucht, histologische Gesichtspunkte zu verwerten, und will Verwandtschaften darauf begründen, daß das eine oder das andere Gewebssystem in zwei Tierstämmen größere oder geringere Ähnlichkeit besitzt. Die Resultate, zu denen man so gelangt, sind aber so vieldeutig, daß ich glaube, auf diesem Wege wird schwerlich ein sicherer Fortschritt in der Erkenntnis zu erzielen sein.

Bei dieser Lage der Dinge glaube ich mich über die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen der Echinodermen zu anderen Tierstämmen ganz kurz fassen zu dürfen. Vielleicht ermöglichen neue Thatsachen, die die Zukunft uns lehren wird, eine Neugestaltung des Problems. Heutzutage ist dies meiner Ansicht nach nicht möglich, ist mir jedenfalls nicht gelungen.

Fragen wir also vorläufig nur: besitzt die Dipleurulalarve Beziehungen zu anderen Tierstämmen oder zu Larven und Jugendformen solcher, so ist diese Frage mit gewissem Vorbehalt zu bejahen.

Um zunächst die zweite Frage, die nach den Beziehungen zu Larven anderer Tierstämme, zu erörtern, so ist wohl unbedingt zuzugeben, daß die Ähnlichkeiten mit Anneliden und Gephyreen-

larven recht äußerlicher Natur sind. Dagegen bleibt die Übereinstimmung mit der Balanoglossuslarve Tornaria als ein stets von neuem frappierendes Faktum bestehen. Es ist höchst auffallend, daß auch hier neben den beiden Cölomtaschen ein unpaares, frei nach außen mündendes Bläschen zur Entwickelung kommt, welches ein sehr ähnliches Verhalten zeigt wie die für die Echinodermen so bedeutungsvolle Hydrocölblase. Dazu erinnert der ganze Larventypus entschieden an den der Echinodermenlarven, eine Übereinstimmung, die bekanntlich sogar das scharfblickende Auge eines Johannes Müller irregeleitet hat.

Als unwesentlichen Unterschied erachte ich die Ausbildung eines Wimperreifens neben der longitudinalen Wimperschnur bei Tornaria; auf die Vergleichung der Wimperschnüre beider Larvenformen hoffe ich übrigens später noch einmal an der Hand eigener Beobachtungen zurückkommen zu können. Eine viel schwerer wiegende Differenz ist dagegen die Ausbildung einer Scheitelplatte bei Tornaria. Erkennt man nun auch trotz dieser Differenzen gewisse Beziehungen zwischen Tornaria und der Dipleurula als phylogenetisch nicht ganz bedeutungslose an, so ist damit doch noch herzlich wenig gewonnen. Auch Balanoglossus mit seiner Tornaria hat keinerlei festen Anschluß an irgend einen anderen niederen Tierstamm; wir stehen also auf dem alten Fleck. Man kann nur sagen, daß die Enteropneusten sowohl wie die Chordaten und Echinodermen, überhaupt die Stammform der Enterocölier am leichtesten aus turbellarienähnlichen Vorfahren entstanden gedacht werden kann. Daß für die erwähnten Tierstämme (und möglicherweise noch einige andere) eine gemeinsame Stammform oder besser eine gemeinsame Stammgruppe angenommen werden muß, die wir heute nicht mehr kennen, scheint mir aus entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Gründen sehr wahrscheinlich zu sein. Die Entstehung der Leibeshöhle, der Mesenterien der Geschlechtsorgane sind zu bedeutsame Übereinstimmungen und sie beeinflussen den Körperbau des ausgebildeten Tieres zu tief, als daß ich hier an rein zufällige Analogien glauben möchte. Ich berühre aber diese Fragen nur, ohne eine Lösung auch nur zu versuchen, da sie an der Grenze des Themas liegen, das ich mir zur Bearbeitung vorgezeichnet habe.

Schlusszusammenfassung.

Am Schluß meiner Auseinandersetzungen über die Phylogenie der Echinodermen angelangt, will ich eine kurze Zusammenfassung des Hauptgedankenganges geben, indem ich für alle Einzelheiten auf die speziellen Kapitel verweise. In ihnen ist die eigentliche Beweisführung enthalten, die ich ursprünglich viel breiter angelegt habe, als ich sie nunmehr vorlege. Ich habe aber vorgezogen, alles, was nicht unbedingt wesentlich war und mit der Hauptfrage im unmittelbarsten Zusammenhang stand, fortzulassen, unnütze Erörterungen und jegliche Polemik zu vermeiden, das wesentliche dafür aber so deutlich wie irgend möglich und lieber zweimal an verschiedener Stelle zu sagen, als hierüber irgend einen Zweifel bestehen zu lassen. So ist die vorstehende Arbeit von Wiederholungen nicht frei geblieben. Diese Unvollkommenheit sowie noch viele andere fühle ich selbst deutlich genug. Da ich aber in nächster Zeit schwerlich Gelegenheit haben werde, die Lücken in meiner Beweisführung durch eigene Untersuchungen zu ergänzen, und ich glaube, daß die vorgebrachten Thatsachen und Gründe genügen, um die Richtigkeit der Grundanschauungen zu beweisen, gebe ich die Arbeit in der vorliegenden Form. Die Grundanschauungen selbst will ich in folgenden Thesen schärfer formuliert niederlegen:

1) Die Synaptiden sind nicht durch Rückbildung aus pedaten Holothurien entstanden, sondern die Einfachheit ihrer Organisation ist eine ursprüngliche.

2) Aus diesem, sowie aus einer Reihe von anderen ebenso schwer wiegenden Gründen ist es unmöglich, die Holothurioideen von den Echinoideen oder von irgend einer anderen der jetzt lebenden Echinodermenklassen abzuleiten.

3) Es ist ebenso unmöglich, die Echinoideen von den Asteroideen, diese von den Crinoideen abzuleiten, oder umgekehrt.

4) Die Echinodermenklassen haben sich divergent aus einer sehr einfachen Stammform entwickelt.

5) Diese Stammform wird ontogenetisch reproduziert durch die Pentactulalarve.

6) Die echten Homologieen unter den Klassen lassen sich allein durch Zurückgehen auf die Organisation dieser Stammform

erkennen. Viele der bisher angenommenen Homologieen sind offenbare Analogieen, die dadurch hervorgerufen werden, daß die meisten der verglichenen Gebilde in Fünfzahl vorhanden sind, und daß von der Stammform her gewisse Eigentümlichkeiten (Bau der Skelettelemente, Tendenz des Mesenchyms zur Spaltraumbildung) in gleicher Weise auf alle Klassen vererbt worden sind.

7) Wenn wir die Pentactulalarve als eine in allen Hauptpunkten palingenetische Larvenform anerkennen müssen, ist dies für die Dipleurulalarve nur mit Vorbehalt gültig. In ihr sind augenscheinlich mehrere phylogenetische Stadien in cenogenetischer Weise vermischt.

8) Dennoch ist nicht zu zweifeln, daß die Echinodermen von bilateralen Geschöpfen mit Enterocöl herstammen. Ob das Wassergefäßbläschen (Hydrocöl) als das Derivat eines ursprünglichen Exkretionssystems der bilateralen Voreltern anzusehen ist, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

9) Es sprechen starke Gründe dafür, daß der Übergang des bilateralen Baues in den radiären (zunächst amphipleuren der Pentactaea) durch festsitzende Lebensweise hervorgerufen worden ist.

10) Faßt man gewisse Asteriden als Tierstöcke auf, wozu die physiologischen Thatsachen uns berechtigen, so ist doch sicher, daß solche Stöcke nicht durch Knospung von Personen entstanden sind, sondern dadurch, daß gewisse Organe (Tentakel) immer größere Selbständigkeit erlangten, weil sich successive fast alle Organe des Körpers an ihrem Aufbau beteiligten. Diese Selbständigkeit, die als eine Folge fortschreitender Dezentralisation aufzufassen ist, führte schließlich dahin, daß in den ausgeprägtesten Fällen die scharfe Grenze zwischen Organ und Person verwischt ist.

11) Die Echinodermen zeigen in ihrer Entwickelung und auch in gewissen Eigentümlichkeiten ihres Baues unleugbare Beziehungen zu den anderen Enterocöliern, besonders zu Balanoglossus und den Chordaten. Doch sind diese Beziehungen so wenig bestimmte, und ist die Entstehung des ganzen Enterocölierstammes noch so dunkel, daß wir vorläufig gezwungen sind, vor dieser Schranke Halt zu machen.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

1. A. Baur, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Acta nova Acad. Leop.-Carol. nat. curios. 1864.
2. W. B. Carpenter, Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Philos. Transact. Vol. 156, 1865, and Proceed. Roy. Soc. 1876.
3. P. H. Carpenter, On the Oral and Apical Systems of the Echinoderms. Quart. Journ. of Microscop. Science, Vol. 18, 1878.
4. A. Götte, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Comatula mediterranea. Archiv für mikroskopische Anatomie, XII, 1876, p. 538—648.
5. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1: Die Holothurien. Heft 2: Die Asteriden. Heft 3: Die Echiniden. Jena, 1884—1887.
6. Derselbe, Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1887.
7. M. Hartog, The true nature of the „Madreporic System" of Echinodermata. Annals and Magazin of Natural History, Nov. 1887.
8. Hatscheck, Studien über Entw. d. Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien 1878, p. 95, 98.
9. Derselbe, Über Entwickel. v. Teredo. Arbeiten aus dem zool. Institut, Wien III, 1880, p. 80.
10. A. Krohn, Beobachtungen über Entwickelungsgeschichte der Holothurien und Seeigel. Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie, Jahrgang 1851.
11. Derselbe, Beobachtungen über Echinodermenlarven. Ibidem Jahrgang 1854.
12. Sven Lovén, Études sur les Échinoidées, Kongl. Sv. Vet. Academiens Handl., Band II, Nr. 7. Stockholm 1874.
13. Derselbe, On Pourtalesia, a Genus of Echinoidea. Ibidem Band 19, Nr. 7. Stockholm 1883.
14. H. Ludwig, Über den primären Steinkanal der Crinoiden, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool., Bd. 34, 1880.
15. Derselbe, Entwickelungsgeschichte von Asterina gibbosa. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 37. Bd., 1882, p. 1—98.
16. E. Metschnikoff, Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. St. Petersburg 1869.

17. Derselbe, Vgl.-embryol. Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 37. Bd. 1882, p. 286 ff. und 42. Bd. 1885, p. 656.
18. Derselbe, Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anzeiger, VII. Jahrgang, 1884, p. 43 ff.
19. J. Müller, Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Zweite Abhandlung. Abh. d. K. Akademie d. Wiss. zu Berlin, 1849.
20. Derselbe, Über die Larven und Metamorph. der Holothurien und Asterien. Ibidem 1850.
21. Derselbe, Über den allgemeinen Plan in der Entwickelung der Echinodermen. Ibidem 1853.
22. Derselbe, Über den Bau der Echinodermen. Ibidem 1854.
23. Edm. Perrier, Sur le développement des Comatules. Comptes rendus, Février 1884.
24. Derselbe, Anatomie des Echinodermes, sur l'organisation des Comatules adultes, ibid. juin 1884.
25. Derselbe, Sur le dèveloppement de l'appareil vasculaire et de l'appareil génital des Comatules, ibid. 1885.
26. W. Thomson, On the Embryogeny of Antedon rosaceus. Philos. Trans. V. 155, 1865.
27. A. de Quatrefages, Mémoire sur la Synapte de Duvernoy. Ann. Sc. nat. T. 17, 1842.
28. E. Selenka, Zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22.
29. Derselbe, Keimblätter u. Organanlage d. Echiniden. Ibidem 33. Bd., p. 39.
30. Derselbe, Studien über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Zweites Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
31. Derselbe, Das Mesenchym der Echiniden. Zool. Anzeiger, VII. Jahrgang, 1884, p. 100 ff.
32. R. Semon, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Zwei Mitteilungen. Mitteilungen aus d. zool. Station zu Neapel 1887.
33. H. Simroth, Anatomie und Schizogenie der Ophiactis virens Sars. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool., Bd. 28, 1877.
34. H. Théel, Report on the Holothurioidea, collected during the voyage of the „Challenger". Zool. Vol 4, 1881 und Vol. 14, 1886.
35. C. Vogt und E. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Echinodermen, 9.—11. Lieferung 1886/1887, Braunschweig.
36. J. Walther, Untersuchungen über den Bau der Crinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Formen aus dem Solenhofer Schiefer und dem Kelheimer Diceraskalk. Palaeontographica; Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit. Herausgegeb. von Prof. A. v. Zittel, 32. Bd. Stuttgart 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—9. Entwickelung der Larve von Synapta digitata (Auricularia mit Kalkrädchen). Die Figuren sind nach Originalzeichnungen des Verfassers von Herrn Lithographen A. Giltsch auf schwarzen Grund übertragen und dann lithographiert worden. Näheres über die Bedeutung der einzelnen Teile siehe Tafel I A. 50fache Vergröfserung für sämtliche Figuren.

Tafel I A.

Umrisse der Figuren Tafel I auf weifsem Grunde. Vergr. 50.

Fig. 1. Junge Auricularia. *Hec* Hydroenterocöl, bildet noch eine einzige, ungeteilte Blase, die durch den Rückenporus *Rp* auf der Dorsalseite ausmündet. *Nstr* Nervenstreifen. *Vd* Vorderdarm, *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm. *Aow* adorale Wimperschnur, *Pow* postorale Wimperschnur.

Fig. 2. Auricularia, deren postorale Wimperschnur *Pow* schon die charakteristischen Windungen und Schlingenbildungen macht. Ansicht im Halbprofil. *Aow* adorale Wimperschnur. *Nstr* Nervenstreifen. *Hc* Hydrocöl, das durch den Rückenporus nach aufsen mündet und fünf blindsackähnliche Ausstülpungen, die Primärtentakel *Pt* entwickelt hat. Vom Hydrocöl hat sich das Enterocöl abgeschnürt und eine rechte (*Ecr*) und linke (*Ecl*) scheibenförmige Tasche gebildet. *Kk* Kalkkugeln, *Krd* Kalkrädchen.

Fig. 3. Weiterentwickelte Auricularia. *Nstr* Nervenstreifen. Das Hydrocöl hat alternierend mit den Primärtentakeln *Pt* noch 6 andere sekundäre Ausstülpungen *Sa* hervorsprossen lassen, von denen 5 zu den Körperwassergefäfsen, die sechste zur Poli'schen Blase wird. Die Cölomtaschen *Ecl Ecr* haben sich an den Mitteldarm (Magen) angelegt.

Fig. 4. Auricularia im Momente der Zerreifsung der Wimperschnüre, Vom Verfasser einmal in diesem Stadium beobachtet. Die posto-

rale Wimperschnur zerreifst an 14 Stellen, bildet also 14 Teilstücke, die auf dieser wie auf der folgenden Figur mit den arabischen Ziffern 1—14 bezeichnet sind. *Nstr* Nervenstreifen. Das Hydrocöl mit den Primärtentakeln (*Pt*) und Sekundärausstülpungen (*Sa*) hat seine Lage verändert und den Vorderdarm beinahe umwachsen. *Kst* Kalkringstücke, die sich — vorläufig nur in Fünfzahl — an der Innenseite der Sekundärtentakel nahe ihrer Basis entwickelt haben.

Fig. 5. Übergang in die Tonnenform unter sehr beträchtlicher Verkleinerung (Verdichtung) des Körpers. Fig. 5 und folgende sind bei derselben (50facher) Vergröfserung gezeichnet wie Fig. 1—4. *Nstr* Nervenstreifen, eben im Begriff, den Nervenring zu bilden. *Pt* Primärtentakel.

Fig. 6. Älteres Stadium im Begriff, die 5 Wimperreifen aus der postoralen Wimperschnur zu bilden. Die Wimperreifen sind mit römischen Ziffern bezeichnet. I und II bilden sich aus 1 und 13 (cf. vorige Figur); III aus 2 und 12; IV aus 4, 6, 8, 10; V aus 5 und 9. Der „Mundschild“ (*Mdschw*) bildet sich aus 3, 7, 11, 14. *Mtr* Ektodermtrichter, der zur Mundöffnung führt. *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, *Rkw* Wassergefäfsring. *Ec* Enterocöl. *Kst* Kalkstücke des Kalkrings, nun in zehnfacher Zahl vorhanden.

Fig. 7. *Mtr* Mundtrichter, *Mdschw* Mundschild. *Otc* Otocysten. *Rkw* Wassergefäfsring, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, die sich über die zugehörigen Kalkringstücke *Kst* nach unten geschlagen haben und nun zu Körperwassergefäfsen (*Kw* Fig. 8) werden. *Pbl* Poli'sche Blase. *Ec* Enterocöl, das, gebildet durch die beiden Enterocöltaschen (*Ecl* u. *Ecr* Fig. 2 u. 3), sich aufzublähen beginnt.

Fig. 8. Tonnenförmige Larve, die beginnt ihre 5 Tentakel (*Pt*) durch den Mundtrichter hervorzustrecken. *Te* Sinnesüberzug der Tentakel aus den Zellen des Mundschilds (*Mdschw*, Fig. 6 u. 7) entstanden. *Otc* Otocysten. *Rkw* Wassergefäfsring. *Kw* Körperwassergefäfse, bisher (Fig. 3—7) als Sekundärausstülpungen *Sa* bezeichnet. *Pbl* Poli'sche Blase. *Ec* stark aufgeblähtes Enterocöl.

Fig. 9. Junge Synapta (Pentactulalarve). Das Enterocöl hat sich völlig aufgebläht, so dafs sein parietales Blatt, dem aufsen die Interradialwassergefäfse und Nerven anliegen, das neugebildete Körperepithel erreicht. *Te* Tentakelsinnesepithel, *Pt* Tentakel, *Otc* Otocysten, *Rkw* Wassergefäfsring, *Pbl* Poli'sche Blase, *Stk* Steinkanal, *Mdpl* halbmondförmige Anlage der Madreporenplatte. *Kst* Kalkringstücke. *Klm* Körperlängsmuskulatur, die sich aus dem Epithel des parietalen Enterocölblattes an den Stellen gebildet hat, wo demselben von aufsen die Körperwassergefäfse und Nerven anliegen. Letztere Gebilde heben sich auf Totalansichten zwar nicht scharf von den Längsmuskeln ab, sind aber von ihnen stets durch die vor jenen gebildete Ringmuskelschicht geschieden.

Tafel VIII.

Fig. 1. Schema des radiären Baues der jungen Synapta. *Pr* Perradien, *Ir* Interradien, *Adr* Adradien, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, die zunächst zusammen mit den zuerst angelegten Kalkringstücken K_1 interradial lagen, später durch die Einschiebung von 5 weiteren Kalkringstücken K_2 adradial verschoben sind. Durch punktierte Linien und helleren (blauen) Ton sind 5 genau interradial gelegene Tentakel angedeutet, die sich bei der ausgebildeten Chirodota erst spät zwischen die Primärtentakel einschieben. Bei Synapta digitata werden 7, nicht 5 Tentakel nachträglich eingeschoben. *Stk* Steinkanal.

Fig. 2. Schema des Wassergefäſssystems und des Nervensystems der Larve, die eben zur jungen Synapta wird (cf. Taf. VI, Fig. 8). Der Kalkring ist nicht mit eingezeichnet. Nervensystem und Sinnesepithelien rot, Wassergefäſssystem blau. *Rkw* Ringkanal des Wassergefäſssystems, *Stk* Steinkanal, *Rp* Rückenporus, *Pbl* Poli'sche Blase, *Tw* Wassergefäſse der Primärtentakel, *Kw* Körperwassergefäſse oder Sekundärausstülpungen, die zunächst aufsteigen, dann aber über den Kalkring nach abwärts biegen. *Rn* Ringnerv, *Tn* Tentakelnerven, *Kn* Körpernerven, die sich an die Körperwassergefäſse da anlegen, wo letztere nach unten umbiegen. *Te* Sinnesepithel der Tentakel aus der Mundschildwimperschnur hervorgegangen. Von dem untersten Abschnitt dieser Wimperschnur haben sich die 10 Otocysten *Otc* abgeschnürt. *Vd* Vorderdarm, *L* Leibeshöhle, die eben anfängt, sich aufzublähen.

Fig. 3. Wassergefäſsanlage einer Auricularia Stadium Fig. 3, Taf VI. Vergr. 130. Pt^{1-5} Primärtentakel, Sa^{1-5} Sekundärausstülpungen (Körperwassergefäſse. *Pbl* Poli'sche Blase. Es ist aber auch möglich, daſs Sa^1 zur Poli'schen Blase wird). Die Anlagen des Kalkrings sind nicht mit eingezeichnet.

Fig. 4. Mundgegend einer Auricularia. *Vd* Vorderdarm mit äuſseren Ringmuskeln, *O* Mundöffnung, *Aow* adorale Wimperschnur, die eine Schlinge in den Vorderdarm hineinhängen läſst. Pow_1 und Pow_2 Abschnitte der postoralen Wimperschnur (durch punktierte Linien wiedergegeben). Wie man sieht, kreuzen beide Abschnitte der postoralen Wimperschnur die adorale, oder besser sie liegen über derselben. Ein Zusammenhang existiert nicht. Vergröſserung 130.

Fig. 5. Mundgegend einer Bipinnaria bei etwas stärkerer Vergröſserung. Bezeichnungen wie in voriger Figur. *Pow* entspricht Pow_1 in voriger Figur. Der Abschnitt, der Pow_2 der postoralen Wimperschnur bei Auricularia entsprechen würde, wird bei Bipinnaria, wie man sieht, durch einen Abschnitt der adoralen Wimperschnur Aow_2 gebildet.

Fig. 6. Mundgegend einer Bipinnaria in Profilansicht. Diese Figur ist von Herrn A. Giltsch gezeichnet. Bezeichnungen wie in Fig. 3 und 4.

Tafel IX.

Das Müller'sche Schema der Entwickelung der Wimperschnüre bei Echinodermenlarven entsprechend den Befunden Fig. 3—5 verändert. Die adorale Wimperschnur *Aow* überall blau, die postorale *Pow* überall rot gezeichnet.

Fig. 1. Gemeinsamer Grundtypus der Wimperschnuranordnung für alle Echinodermenlarven. *Vd* Vorderdarm, *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm.

Fig. 2 a, b, c. Ableitung der Auricularia aus dem Grundtypus Fig. 1. Gilt ebenso für Echiniden und Ophiuridenlarven. Das ventrale Vorderfeld *Vf* wird durch einen übergebogenen Lappen der postoralen Wimperschnur umsäumt. *Mf* Mittelfeld (Mundfeld), *Hf* Hinterfeld (Afterfeld).

Fig. 3 a, b, c. Ableitung der Bipinnaria aus dem Grundtypus Fig. 1. Das ventrale Vorderfeld wird durch Auswachsen der adoralen Wimperschnur gebildet und von dieser umsäumt.

Tafel X.

Sämtliche Figuren auf dieser Tafel sind bei 230facher Vergröfserung gezeichnet. Die Hohlräume der Leibeshöhle sind überall durch gelben, diejenigen des Wassergefäfssystems durch blauen Ton hervorgehoben.

Fig. 1. Querschnitt durch Auricularia, Stadium Fig. 2 cf. Taf. VII, Fig. 2 auf der Höhe von *Ecr.* *De* Darmepithel, *Ce* Cölomepithel, *Msnch* Mesenchymzellen, *Mhk* Mesenchymhülle unter der Epidermis *Epid*; *Mhw* Mesenchymhülle der Wimperschnur *Wschn*; *Mhn* Mesenchymhülle der Nervenstreifen *Nstr.*

Fig. 2. Querschnitt durch die tonnenförmige Larve, Stadium Fig. 6, cf. Taf. VII, Fig. 6 auf der Höhe von *Sa*, deren Wimperreifen noch nicht fertig gebildet sind. *Wp* quergetroffene Wimperschnurabschnitte, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen (später Körperwassergefäfse), *Drm* mesenchymatöse Ringmuskulatur des Vorderdarms, innen von derselben sieht man einige quergetroffene, ebenfalls mesenchymatöse Längsmuskelfasern, *De* Epithel des Vorderdarms, *Msnch* Mesenchymzellen.

Fig. 3. Querschnitt durch tonnenförmige Larve, etwa Stadium Fig. 7. Man sieht den Ringkanal des Wassergefäfssystems *Rkw*, dessen Aussackungen zu den Primärtentakeln und Sekundärausstülpungen, sowie ein Teil des Steinkanals *Stk* getroffen sind. *De* Darmepithel, *Msnch* Mesenchym, *Wschn* Wimperschnur.

Fig. 4. Querschnitt durch tonnenförmige Larven, Stadium Fig. 6, cf. Taf. VII, Fig. 6 auf der Höhe von *Mdschw.* Getroffen sind die Spitzen der Primärtentakel *Pt*, die von der Wimperschnur des Mundschilds *Mdschw* von innen her einen Überzug erhalten haben. Von diesem Überzug haben sich an der Peripherie die Otocysten *Otc* abzuschnüren begonnen. Der fünfeckige Ausschnitt zwischen den Schlingen des Mundschilds ist ein Querschnitt des

Trichters *Tr*, welcher früher in der Auricularia von aufsen in den Mund hineinführte, später mit in das Innere der tonnenförmigen Larve hinabgezogen worden ist. *Tl* Querschnitt der Längsmuskeln des Tentakelwassergefäfses.

Fig. 5. Querschnitt durch tonnenförmige Larve, Stadium Fig. 8, cf. Taf. VIII, Fig 8 auf der Höhe von *Pt*. Getroffen sind die Primärtentakel *Pt*, etwa in ihrer Mitte. *Twe* Epithel der Tentakelwassergefäfse, *Tl* Längsmuskeln der Tentakel. Innen liegen den Tentakeln die Tentakelnerven *Tn* an. Letztere sind von indifferenten Epithelzellen *Mdsche* überwachsen, welche aus dem Mundschild stammen. *Tr* Trichter, der in Fig. 3 erwähnt ist. *Msnch* Mesenchym.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Larve, cf. Taf. VII, Fig 8. Der Querschnitt ist etwas tiefer gelegt, sodafs er den Nervenring *Rn* trifft. Man sieht dessen starkes Aufsen- und schwaches Innenepithel, in der Mitte meist längsgetroffene Nervenfasern. *Tn* sind die Tentakelnerven, welche der Nervenring zu den ihm dicht anliegenden Primärtentakeln *Pt* entsendet. *Kn* sind interradiale Vorknospungen aus dem Nervenringe, aus denen die Körpernerven sich entwickeln; sie enthalten auf diesem Stadium nur Zellen, keine Fasern. *Mdsche* Epithel des Mundschilds, welches auch den anfangs ektodermal liegenden Nervenring überwuchert hat.

Fig. 7. Querschnitt durch dieselbe Larve; cf. Taf. VII, Fig. 8. Der Querschnitt ist durch die Körpermitte gelegt. *De* Darmepithel, *Msnch* Mesenchym, *Drm* Ringmuskel des Darms, *Dlm* Längsmuskel des Darms, *Ce* Cölomepithel, *Dm* dorsales Mesenterium, *Klm* Körperlängsmuskel, *Krm* Körperringmuskel, *Kw* Körperwassergefäfse, *Kn* Körpernerven.

Fig. 8. Querschnitt durch die junge Synapta, cf. Taf. VII, Fig. 9 Körpermitte. Bezeichnungen wie in Fig. 7. *Ep* neugebildetes Körperepithel.

Fig. 9. Längsschnitt durch die junge Synapta, cf. Taf. II, Fig. 9. Bezeichnungen wie in Fig. 7. *Rn* Ringnerv auf dem Querschnitt getroffen, *Sp* Suspensorien der Tentakelkanäle, die in ähnlicher Weise durch die Peritoneallamellen gebildet sind, wie das dorsale Mesenterium. *Twe* Epithel der Tentakelwassergefäfse. *Te* Sinnesepithel der Tentakel.

Tafel XI.

Fig. 1. Optischer Längsschnitt durch das Ende eines Nervenstreifens, da, wo er seine Fasern zur Wimperschnur, die ebenfalls längs getroffen ist, entsendet. *Wz* Zellen der Wimperschnur, *Nwz* Wimperzellen des Nervenstreifens, *Nf* Nervenfasern, *Mz* Zellen der Mesenchymhüllen, welche Nerven und Wimperschnüre halbscheidenförmig umgeben. Vergr. 540.

Fig. 2. Querschnitt durch Wimperschnur. Bezeichnungen wie in Fig. 1. Vergr. 540.

Fig. 2 a. Isolierte Wimperzelle aus der Wimperschnur. Vergr. 540.

Fig. 3. Querschnitt durch den Nervenstreifen. Es sind 3 wimpernde Nervenzellen *Nwz* getroffen. *Nf* darunter liegende quergetroffene Nervenfasern, *Mz* Zelle der Mesenchymhülle der Nerven. Verg. 540.

Fig. 4. Querschnitt durch den Nervenstreifen bei stärkerer Vergröfserung (Zeiss, homog. Immers. $^1/_{18}$ Oc. 2). Es sind 2 Nervenzellen *Nwz* getroffen.

Fig. 5 a, b, c. 3 Entwickelungsstadien der Auriculariarädchen.

Fig. 6. Entwickelung des Kalkrings. Isolierte Stücke des Kalkrings. a. Stadium Fig. 3, Taf. VI. b. Stadium Fig. 5, Taf. VI. c. Stadium Fig. 7, Taf. VI. d. 2 Kalkringstücke, ein gröfseres und ein kleineres, Stadium Fig. 9.

Fig. 7. Abgeflachtes Epithel der Auricularia, dessen Kerne nicht mehr nachweisbar sind. Die Grenzlinien der Zellen sind durch Behandlung mit Goldchlorid sichtbar gemacht. Vergr. 540.

Fig. 8. Bildung der Ringmuskulatur des Vorderdarms der Auricularia durch Mesenchymzellen. Man sieht, dafs jede Zelle sich an der Bildung mehrerer Fasern beteiligt, und jede Faser das Produkt mehrerer Zellen ist. Vergr. 540.

Fig. 9. Otocysten der Larve. Die Inhaltszellen haben durch Entwickelung einer Vakuole Ähnlichkeit mit „Doppelkörnern" erhalten.

Fig. 10. Eine solche Inhaltszelle (Doppelkorn) isoliert und vergröfsert. *p* Protoplasma, *V* Vakuole, *K* Kern.

Fig. 11. Otocyst einer ausgewachsenen Synapta. Die Vakuolen der Inhaltszellen haben sich so stark vergröfsert, dafs diese Bläschenform angenommen haben.

Fig. 12. Eine Inhaltszelle der ausgewachsenen Synapta isoliert. *V* Vakuole, *p* Protoplasma, *K* Kern.

Tafel XII.

Fig. 1. Idealbild der hypothetischen Stammform: Pentactaea. *L* Leibeshöhle, *D* Darm, *A* After, *M* Mesenterium. *Wgr* Wassergefäfsring, *Pt* Tentakel, *Stk* Steinkanal, *Rp* Rückenporus. (Geschlechtsorgane sind nicht mit eingezeichnet; wahrscheinlich befanden sie sich zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums wie bei Synapta.)

Fig. 2. Pentactulalarve der Synapta digitata, das Pentactulastadium ist schon etwas überschritten. *Orp* Rückenporus, der eben beginnt zu oblitterieren, indem sich der Steinkanal *Stk* durch die eben entstehende Madreporenplatte *Mp* in die Leibeshöhle öffnet. *Kr* Kalkring, *Pbl* Poli'sches Bläschen, *Kz* Körperwassergefäfse, Nerven, Längsmuskeln. Sonst Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Fig. 3. Pentactulalarve einer Crinoide (Antedon rosaceus). Skelett durch Säure aufgelöst. Das Pentactulastadium ist überschritten, da der Steinkanal *Stk* nicht mehr direkt nach aufsen mündet, wie in früheren Stadien, sondern sekundär in die Leibeshöhle, und erst durch einen Trichter derselben *Tr* (dessen Entstehung man sich leicht klar machen kann) im Kelchporus *Kp*

nach aufsen. Durch die Drehung des Darms sind die beiden Abschnitte der Leibeshöhle *L* und *L'*, die ursprünglich paarig neben einander lagen, über einander zu liegen gekommen. *M* Mesenterium, das bei Antedon nicht nur dorsal, sondern auch ventral vom Darm erhalten geblieben ist. *Pt* Primärtentakel, nur noch an der Wurzel einfach, nach oben dreifach gebildet. *D* Darm, *A* After. — Diese Figur ist von Herrn A. Giltsch nach meinen Präparaten gezeichnet.

Fig. 4. Pentactulalarve eines jungen Echinus. Mund und After gerade im Begriff, durchzubrechen. Buchstaben wie in Figur 1. Die Primärtentakel *Pt* werden bald nachher rückgebildet.

Fig. 5. Pentactulalarve einer Asteride. Kombinationsbild nach Abbildungen und Beschreibungen verschiedener Autoren. Für die äufsere Form ist J. Müller's wurmförmige Asterienlarve (mittleres Entwickelungsstadium) zu Grunde gelegt. Mund und After im Begriff, durchzubrechen. Bezeichnungen wie in Figur 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine Antedonlarve (Pentactulastadium Fig. 3), um das Nervensystem der Larve zu zeigen. Vergr. 175. Der Schnitt geht nicht durch die Axe des Tieres, sondern schneidet nur ein Segment heraus, er ist auch etwas schief geführt, doch ist dies für den beabsichtigten Zweck unwesentlich. *C* Cuticula, die die Körperbedeckung bildet. Nr^1, Nr^2 Querschnitte des Nervenringes, der im Ektoderm gelegen den Mundtrichter *Mt* umkreist. *Tn* Tentakelnerven, Wgr^1, Wgr^2 Querschnitte durch den Wassergefäfsring, *L* Leibeshöhle, *Msnch* Mesenchym, *M* Muskeln, *Gk* gelbe Körper.

Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.

Von

Rudolf Aderhold.

Die nachstehenden Untersuchungen beabsichtigen einige widersprechende Ansichten zu entscheiden, welche über das Verhalten einiger niederer Organismen gegen verschiedene richtende Kräfte neuerdings in der Litteratur aufgetaucht sind. Einesteils handelt es sich um Prüfung des Vorhandenseins oder Fehlens von Geotaxie[1]) bei Flagellaten und Oscillarien, andererseits um die Frage nach dem Einflusse, welchen äußere Agentien, vor allem das Licht, auf die Bewegung der Desmidiaceen ausüben.

Euglena viridis.

E. Stahl hatte in seiner Arbeit, „Zur Biologie der Myxomyceten“[2]) einige Experimente mit Euglena und Oscillarien angeführt, welche die Einwirkung der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung dieser Organismen prüfen sollten. Sie ließen ihn zu dem Resultate gelangen, daß beiderlei Organismen geotaktische Eigen-

---

1) Ich nehme diesen von F. Schwarz in der gleich zu besprechenden Arbeit vorgeschlagenen Ausdruck an, da er die Analogie der hier zu betrachtenden Erscheinungen mit den von Strasburger als Phototaxie bezeichneten hervortreten lässt, werde jedoch aus naheliegenden Gründen von negativer Geotaxie sowie unten bei den Desmidiaceen von positiver und negativer Phototaxie reden.

Die Untersuchungen Wortmann's (Zur Kenntnis der Reizbewegungen, Bot. Ztg. 1887 Nr. 48—51) kamen wir erst zur Kenntnis als die vorliegende Arbeit behufs Druckes an die Verlagsbuchhandlung abgegeben war. Es würde sonst von den hier gewählten Bezeichnungen abgesehn worden sein (cf. l. c. pg. 842). So mögen sie, da sie für die Sache an sich bedeutungslos sind, stehen bleiben.

2) Bot. Zeitg. 1880. Nr. 10—12.

schaften abgehen und ließen ihn die Vermutung aussprechen, daß solche niederen Organismen überhaupt fehlen möchten.

Ungefähr zu gleicher Zeit erschien in den Sitzungsberichten der deutschen botanischen Gesellschaft Bd. II, Heft 2 eine Arbeit von F. Schwarz: „Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena“, welche gerade diese von E. Stahl nur berührte Frage behandelte und mit Euglena und Chlamydomonas zu den Stahl'schen Beobachtungen entgegengesetzten Resultaten führte. Da diese letzte Arbeit in ihren Methoden jedoch nicht vollkommen einwandsfrei erscheint, wie wir gleich sehen werden, war eine Neuprüfung der Frage erforderlich, die von mir zunächst nur an Euglena viridis durchgeführt werden sollte.

F. Schwarz geht von der Thatsache aus, daß in den Sand vergrabene Euglenen und Chlamydomonaden unter normalen Umständen stets wieder an der Oberfläche erscheinen. Dadurch wird er veranlaßt, seine Versuche, welche ihn schließlich zu dem allgemeinen Resultate, daß Euglena negativ geotaktisch sei, führen sollten, in der Weise anzustellen, dass er Algen (es sei diese Bezeichnung erlaubt) in Sand mengt und durch geeignete Experimente ihr Verhalten gegen Schwerkraft, Sauerstoff etc. prüft.

So schön nun dadurch die in der Natur gebotenen Bedingungen beim Versuche realisiert sind, so wenig erscheint mir jedoch diese Methode für Erlangung allgemeiner Resultate empfehlenswert, weil die dabei obwaltenden Verhältnisse zu schwer kontrolliert werden können. Denn es läßt sich weder feststellen, ob und in welcher Richtung im Sande Strömungen stattfinden, noch kann man mit Sicherheit die Anwesenheit kleinerer oder größerer Lufträume im Versuchsmedium verhüten, zumal ja der Sand, wie Schwarz selbst angiebt, am leichtesten für die Experimente verwendbar ist und zu Rotationsversuchen eigentlich nur gebraucht werden kann, wenn er nur mäßig feucht gemacht wird. Es wäre also, um mit dieser Methode vollkommen überzeugende Resultate zu erhalten, neben den andern von Schwarz aufgezählten und ausgeschlossenen Kräften, wenigstens voll und ganz durch besondere Versuchsanstellungen die Bedeutungslosigkeit dieser beiden, doch anderwärts als Reiz auslösend bekannten, Agentien zu beweisen gewesen. Das ist aber durch F. Schwarz nicht geschehen.

Denn was zunächst die das Verhalten der Algen eventuell mitbedingende Erscheinung des Rheotropismus betrifft, so hat Schwarz dieselbe nur so weit geprüft, als sie bei seinen Ver-

suchen seiner Meinung nach inbetracht kommen kann. Er denkt hierbei nur an Strömungen, welche infolge von Wasserverdunstung an der Oberfläche und Neuersatz desselben aus tieferen Sandschichten entstehen können, sucht diese durch eine darüber stehende Wasserschicht zu vermeiden und meint nun die Wirkungslosigkeit von Strömungen bei seinen Experimenten erwiesen zu haben, wenn er in einem ferneren Versuche darthut, daß bei Zutritt der Luft von unten und zugleich also entgegengesetzter Richtung des Verdunstungsstromes die Algen sich doch am oberen Ende des Reagenzglases ansammeln. Dieser Schluß würde berechtigt sein, wenn überhaupt keine andern als jene Strömungen denkbar wären. Doch mache ich darauf aufmerksam, daß Cirkulationsbewegungen des Wassers im Sande möglichenfalls auch durch Koncentrationsunterschiede der Lösung, durch ungleiche Erwärmung — wobei mir die Sachs'schen Ölemulsionsversuche vorschweben — durch fortgesetztes Zusammensickern des Sandes etc. entstehen können, die leider alle unkontrollierbar sind. Es war demnach nicht ausgeschlossen, daß bei den Schwarz'schen Experimenten Strömungen mit im Spiele gewesen waren.

Wenn ich dazu die Versuche Stahl's [1]) bedachte, bei welchen Euglenen in Gelatine eingeschlossen und deshalb Strömungen möglichst vermieden waren, und sah, daß beide Autoren bezüglich der Geotaxie der Euglena zu entgegengesetzten Resultaten gelangt waren, so erschien mir schon allein wegen der unvollkommenen Berücksichtigung der Wasserströmungen von Seiten Schwarz's eine Neuprüfung des Verhaltens der Algen erforderlich.

Doch hatte Schwarz meines Erachtens nach auch der Wirkung einseitigen Luftzutrittes zu wenig Beachtung geschenkt. Sie hätte gerade gründlich ausgeschlossen werden müssen, da bei den für sein Resultat ja schließlich wichtigsten Rotationsversuchen mit einer einzigen, aber wieder Strömungen zulassenden Ausnahme, die Öffnung der Versuchsgläser stets nach dem Rotationscentrum gerichtet war, und die Centrifugalkraft also stets in gleichem Sinne reizend wirkte, wie der einseitige Luftzutritt. Daß aber meine Zweifel am genügenden Ausschluß der Mitwirkung dieses Faktors nicht unberechtigt waren, wird aus dem Folgenden erhellen, so daß ein weiteres Eingehen auf die diesbezüglichen Schwarz'schen Versuche hier nicht nötig ist.

---

1) l. c.

In Anbetracht des Gesagten legte ich mir ganz unabhängig von jener Thatsache des Herauskriechens der Algen aus dem Schlamme folgende Fragen vor: 1) Wirkt auf Euglena ein konstanter Wasserstrom als Reiz? (Rheotropismus). 2) Wird ihre Bewegungsrichtung beeinflußt durch einseitigen Luftzutritt? (Aërotropismus) und 3) wirkt die Schwerkraft richtend auf ihre Bewegung? (Geotaxie).

1) Einfluß der Wasserströmung: Es ist wohl selbstverständlich, daß bei den folgenden Versuchen nur Strömungen von solcher Stärke zur Verwendung kamen, daß sie eventuell als Reiz auf die Algen wirken und nicht etwa die letzteren passiv mitreißen konnten, und daß auf letzteres Moment immer sorgfältig geachtet wurde. Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt:

Zahlreiche Algen waren auf kleine, markierte Flecke auf Streifen feuchten Fließpapieres gebracht, welch' letztere mit dem einen Ende in Wasser tauchend entweder senkrecht aufgehängt oder über wagrechte resp. wenig geneigte Flächen gelegt waren, wobei im ersten Falle bald das obere, bald das untere Ende des Papierstreifens im Wasser hing. Die Streifen wurden von sehr verschiedener Länge hergestellt und auf verschieden stark geneigte Flächen gebracht, wodurch die Schnelligkeit des durch sie hindurchgehenden Stromes etwas modificiert werden konnte. Auf die Streifen wurden Körnchen im Wasser löslicher Farbstoffe gelegt, deren Lösung, sich mit dem Strome verbreitend, Richtung und Schnelligkeit des letzteren angab. Die Versuche wurden, wie alle später angeführten im Dunkeln angestellt.

Bei wagrechter Lage der Streifen breiteten sich die Euglenen nach allen Seiten hin gleichmäßig aus; auch auf den senkrecht hängenden konnte keine vornehmliche Bewegungsrichtung konstatiert werden, da die Algen, obgleich immer frisches Material benutzt wurde, bei diesen Versuchen immer sehr schnell in den Ruhezustand übergingen oder wenigstens nur noch Metabolie zeigten. Doch wurde durch viermalige Wiederholung der Experimente mit Sicherheit bewiesen, daß keine Beziehung zwischen Stromrichtung und Bewegungsrichtung der Algen besteht. Um dem Einwande zu begegnen, die hier angewandten Strömungen möchten zu geringe Intensität besitzen, brachte ich kleine markierte Euglenaflecken auf mit Wasser durchtränkte, glatte Brettchen, über welche fast wagrecht ein ganz schwacher Strom aus einer in eine feine Spitze

ausgezogenen Glasröhre geleitet wurde. Auch hierbei erhielt ich dasselbe negative Resultat.

Es wäre schließlich noch denkbar gewesen, daß bei Mangel an Sauerstoff die Algen eine Veränderung ihres Verhaltens zeigen möchten, daß man es also vielleicht mit einem Analogon zu der von STRASBURGER[1]) bei mangelhafter Durchlüftung der Präparate an Schwärmsporen beobachteten Umkehrung der Lichtstimmung oder mit einem Analogon zu den STAHL'schen Entdeckungen des Verhaltens der Rhizome[2]) zu thun habe. Obgleich ja diese Annahme von vornherein sehr unwahrscheinlich war, glaubte ich doch darauf eingehen zu müssen, da vielleicht das Vergraben im Sande, wie es in den SCHWARZ'schen Experimenten herbeigeführt war und auch in der Natur wohl häufig vorkommt, gerade die Bedingungen eines sauerstoffarmen Raumes darbietet. Ich brachte deshalb den oben beschriebenen ganz gleiche Versuchsanstellungen unter die Luftpumpe und evakuierte dieselbe mehr oder weniger. Es konnte auch hier, obgleich die Algen die Behandlung ganz gut vertrugen, keine Spur von Rheotropismus konstatiert werden, und es war somit erwiesen, daß solcher bei Euglena unter keiner Bedingung existiert. Es brauchte deshalb im folgenden auf Strömungen, soweit sie nicht einfach die Algen mit sich rissen, keine Rücksicht genommen zu werden.

2) Reaktion gegen einseitigen Sauerstoffzutritt: F. SCHWARZ stellte zum Ausschluß der Mitwirkung dieses Faktors ein einziges direktes Experiment an. Er füllte nämlich beiderseits offene Glasröhren mit Euglena-haltigem Wasser und schloß darauf die eine Seite mittelst Kautschukschlauches und Quetschhahnes ab. Er fand, daß gleichgültig, ob die freie Fläche solcher Röhren nach oben oder nach unten gerichtet war, die Algen sich stets am oberen Ende der Röhren ansammelten. Ich wiederholte diesen Versuch mit der Abänderung, daß ich anstatt des hier genannten Verschlussmittels flüssiges Wachs oder bei schwachen Kapillarröhren, in denen der Wasserfaden vermöge der Kapillarwirkung festgehalten wurde, gefärbtes Öl benutzte — welche Abänderungen mir den Vorteil zu haben scheinen, daß man sich leichter über-

1) E. STRASBURGER, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen, pg. 63.

2) E. STAHL, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1884).

zeugen kann, ob an diesem verschlossenen Ende auch wirklich keine Luftblase zurückgeblieben ist. So präparierte Glasröhren brachte ich in die Dunkelkammer und zwar so, daß einige mit der freien Fläche nach oben resp. nach unten aufgehängt, andere horizontal gelegt wurden. Schon nach einigen Stunden fand ich in jeder Röhre eine grosse Anzahl Euglenen an dem mit der Luft in Berührung stehenden Ende angesammelt. Am darauffolgenden Morgen war diese Ansammlung so vollkommen, daß das Wasser in der Kapillare vollkommen farblos erschien und zwar in sämtlichen Röhrchen bis unter das Wachs resp. Öl. Das war also ein dem SCHWARZ'schen gerade entgegengesetztes Resultat, das zur öfteren Wiederholung mit neuem Materiale Veranlassung gab. Der Erfolg blieb immer derselbe. Ich habe mich jedesmal durch mikroskopische Beobachtung, welche mir durch Anwendung dieser engen Röhrchen möglich war, von der Bewegungsfähigkeit der Algen vor Beginn und nach Beendigung des Experimentes überzeugt.

Ich sehe mich demnach genötigt, anzunehmen, daß F. SCHWARZ sich bei seinen Versuchen getäuscht hat, weil er nicht genügend darauf geachtet hat, ob zwischen Quetschhahn und Kautschukschlauch wirklich keine Luftblase zurückgeblieben war. Dieselbe Täuschungsursache scheint mir auch vorzuliegen in dem Fall, in welchem SCHWARZ in mit Euglena haltendem Sande gefüllten und mit der freien Fläche nach unten gekehrten Glascylindern, die Algen sich an dem oberen geschlossenen Ende des Cylinders ansammeln sah. Als ich nämlich denselben Versuch nachahmte und dasselbe Resultat erhielt, konnte ich konstatieren, daß infolge Zusammensickerns des Sandes sich über demselben eine schwache Wasserschicht und zwischen dieser und dem Boden des Gefäßes eine Luftblase gebildet hatte. Die gleiche, leicht Täuschung veranlassende Erscheinung führt auch schon STRASBURGER [1]) an, und ich möchte hier gerade auf die Übereinstimmung mehrerer Ergebnisse bei Euglena mit den von STRASBURGER an Schwärmsporen gemachten Erfahrungen hinweisen. S. beschreibt nämlich, daß er in luftdicht mit Glas- oder Korkpfropf verschlossenen Gefässen nur dann Ansammlung der Schwärmer unter dem nach oben gekehrten Boden oder dem Korke des Gefäßes erhielt, „wenn gleichzeitig kleine Luftbläschen hier nachzuweisen“ waren. Wir werden unten sehen, daß für Euglena das Verhalten ganz gleich ist.

---

1) l. c. pg. 64.

Vorläufig steht nach dem oben Gesagten allein schon fest, daß Euglena im Dunkeln nach der Sauerstoffquelle hinwandert; doch um den Gedanken an die Möglichkeit auszuschließen, daß die Ansammlungen durch die Wirkung von Strömungen in der Weise wie die Sachs'schen Ölemulsionsfiguren entstanden sein möchten, seien auch noch einige andere Versuchsanstellungen erwähnt:

1. Euglena haltendes Wasser war in ein 10 cm langes Reagenzglas gefüllt und dieses unter ebenfalls Euglena-haltigem Wasser umgekehrt, frei über die Wasserfläche ragend aufgehangen worden. Schon am folgenden Tage war das Wasser im Reagenzglase farblos geworden, während die Ränder des Wasserspiegels im Hauptgefäße rings herum von Algenanhäufungen grün erschienen. Wurde jetzt in das Reagenzglas mit der Pipette eine Luftblase gebracht und die Wasseroberfläche des Hauptgefäßes durch Öl abgeschlossen, so sammelten sich alsbald die Algen zum grossen Teile an der Luftblase unter dem Boden des Reagenzglases.

Eine ähnliche Versuchsanstellung wurde mit U-förmig gebogenen Röhren getroffen, in denen bald die eine, bald die andere Schenkelseite durch Öl abgeschlossen wurde.

2. Ein Tropfen Euglena haltendes Wasser wurde unter ein durch Wachsfüßchen gestütztes Deckglas gebracht. Entfernte man hierauf mittelst der Luftpumpe die im Wasser enthaltene Luft und legte das so behandelte Präparat im Dunkeln horizontal, so konnten schon nach wenigen Minuten an allen vier Deckglasrändern grüne Säume von Algen beobachtet werden. Wurden dagegen drei Ränder eines solchen Präparates mit Wachs oder Vaselin luftdicht verkittet, so fand eine Algenansammlung nur an der vierten mit der Luft in Berührung stehenden Seite statt, wodurch zugleich erwiesen war, daß die grünen Säume bei gleichmäßigem Luftzutritt an allen vier Deckglasrändern nicht die Folge gehemmter Bewegung der Algen an der Wassergrenze waren. Dieser Versuch hat den Vorteil, in sehr kurzer Zeit ein augenfälliges Resultat zu liefern. Man kann jedoch auch bei dem vorher erwähnten die Reaktion der Algen durch Auspumpen der Luft aus dem Versuchswasser beschleunigen.

Diese Experimente mögen genügen, um jeden Zweifel an der Richtigkeit meines Resultates zu zerstreuen. Denselben steht jedoch noch ein Versuch von Schwarz gegenüber. Dieser Forscher befestigte nämlich Reagenzgläser, die mit Euglena enthaltendem Sande gefüllt waren, an einem sich langsam um eine horizontale Achse drehenden Rotationsapparate und fand, daß, wenn so in

bekannter Weise der Einfluß der Schwerkraft aufgehoben war, die Algen nicht aus dem Sande herauskrochen. Ich kann mir dieses Resultat nicht anders erklären, als daß im Sande so reichlich Luftblasen enthalten gewesen sind, daß das Sauerstoffbedürfnis der Algen hier schon vollkommen befriedigt werden konnte. Um diese Möglichkeit zu illustrieren, brachte ich z. B. eine ca. 1 mm dicke Schicht mäßig feuchten, nicht zu feinen Sandes mit Euglena unter Deckglas und konnte nach wenigen Stunden mit Hilfe des Mikroskops bei auffallendem Lichte konstatieren, wie sich um jede der reichlich im Präparate vorhandenen Luftblasen ein grüner Saum von Algen gebildet hatte. Wenn daher eine Wiederholung des oben genannten Rotationsversuches überhaupt eine maßgebende Bedeutung erlangen sollte, mußte der hier erwähnte Umstand in Betracht gezogen und die darin liegende Fehlerquelle so viel als möglich beseitigt werden. Ich suchte dies dadurch zu erreichen, daß ich möglichst feinen und möglichst durchnäßten Sand verwandte, dessen Herausfallen durch Verbinden der Öffnung mit durchlöchertem Pergamentpapier zu verhindern gesucht wurde. Bei solchen Vorsichtsmaßregeln erhielt ich denn auch sehr deutliche Algenansammlungen an der freien Fläche. Allerdings möchte ich trotzdem auf diesen Versuch weniger Gewicht legen, da mir nur ein Rotationsapparat zur Verfügung stand, der zu einer Umdrehung fast 1 Stunde gebrauchte, so daß die Zeit, in welcher ein Glas nahezu senkrecht steht, schon hinreichen kann, um ein teilweises Herauskriechen der Algen zu veranlassen [1]).

3. Einfluß der Schwerkraft: Es wäre demnach bisher konstatiert worden, daß rheotropische Eigenschaften bei

1) Es wäre schließlich nur noch auf die Engelmann'schen Versuche (Th. W. Engelmann, über Licht und Farbenperception niederster Organismen, Onderzoek. Physiol. Laborat. Utrecht, Derde R. VII. 1882) betreffs der Reaktionsfähigkeit von Euglena gegen Verschiedenheit der partiären Sauerstoffpressung hinzuweisen, die F. Schwarz zu Gunsten seiner Beobachtungen ins Feld führt. Er übersieht dabei, daß jene Experimente bei Lichtzutritt angestellt sind, wobei also die Alge sich selbst Sauerstoff produzieren kann. Es folgt aus ihnen deshalb auch nur, daß Euglena gegen eine höhere partiäre Sauerstoffpressung als die von ihr durch Assimilation im Licht erzeugbare wenig empfindlich ist. Es ist damit durchaus nicht gesagt, dass die Alge auch, sobald sie veranlaßt ist, ihren Sauerstoff von außen zu beziehen, wie das ja im Dunkeln der Fall ist, dann noch unempfindlich ist gegen den verschiedenen Sauerstoffgehalt der einzelnen Schichten, denn eine Unfähigkeit der Unterscheidung schließen auch die Engelmann'schen Versuche nicht aus.

Euglena nicht vorhanden sind, daß bei Strömungen also nur das mechanische Moment in Betracht kommen kann, daß die Alge dagegen auf einseitigen Luftzutritt reagiert. Wenn damit nun auch, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Rotationsversuche von SCHWARZ als Beweismittel für das Vorhandensein geotaktischer Eigenschaften im ganzen hinfällig geworden sind, so bleibt doch als Ausnahme der Versuch bestehen, bei welchem beiderseits offene Glasröhren mit Euglena haltendem Sande gefüllt am Centrifugalapparat angebracht waren, und bei welchem sich nur eine Algenansammlung am centralen Ende der radial gerichteten Gläser ergab. Er macht nach den nunmehr feststehenden Erkenntnissen eine Beeinflussung durch die Schwerkraft höchst wahrscheinlich, ja gewiss. Dazu bleibt auch folgender Versuch von SCHWARZ zu Recht bestehen: In Wasser unter Deckglas gebrachte Euglenen sammeln sich im Dunkeln bei Senkrechtstellung des Präparates stets nur am oberen Rande des Deckglases. Diese Angabe fand ich bei beliebiger Wiederholung desselben Experimentes immer bestätigt; und es war somit schon durch die SCHWARZ'schen Versuche nach dem oben durchgeführten sichern Ausschluße etwa mitwirkender Kräfte eine Beeinflussung der Bewegungsrichtung der Euglena durch die Schwerkraft sicher gestellt. Ich suchte jedoch diese Erkenntnis noch fester zu begründen durch folgende Versuche, die hauptsächlich der Möglichkeit der passiven Bewegung durch Strömungen zu begegnen suchten und zugleich den Zweck haben sollten, die Art der Reaktion näher kennen zu lernen.

Als einziger Weg zur Erreichung dieses Zieles blieb die direkte Beobachtung der Euglenen während der geotaktischen Bewegungen übrig. Dieselbe ermöglichte ich folgendermaßen: In kleine Kapillarröhren von $^1/_4$—$^1/_2$ mm Weite wurde durch Saugen an einem Ende ein Euglena haltender Wasserfaden gebracht, der durch Kapillarwirkung bei Senkrechtstellung festgehalten wurde. Derartige Röhrchen befestigte ich abends so, daß sie vertikal standen, auf den Objekttisch eines Mikroskopes mit horizontal gelegtem Tubus und beleuchtete sie mit einer kleinen Gasflamme, deren Licht durch eine Lösung von Kaliumbichromat ging. Es gelang auf diese Weise eine Beleuchtungsstärke und ein Licht zu erzielen, durch welches Euglena nicht mehr phototaktisch gereizt wurde, wie an einem horizontal gelegten Kontrollepräparat konstatiert werden konnte, bei dem aber gerade eine Beobachtung mit schwachen Linsen noch möglich war. Man konnte dabei deutlich sehen,

daß die Algenansammlung, die sich am oberen Ende des Röhrchens ergab, auf einer von den Euglenen ausgehenden aktiven Bewegung beruhte. Sobald das Röhrchen gedreht wurde, kehrte auch jede einzelne Alge sofort um mit ungefähr der gleichen Präzision, mit welcher eine Umkehr bei Änderung des Lichteinfalles beobachtet werden kann. Es drängt sich bei dieser direkten Verfolgung der Bewegung dem Beobachter die unabweisbare Überzeugung auf, daß die Geotaxis vollkommen der Phototaxis an die Seite zu stellen ist, wie durch F. SCHWARZ es geschehen ist. Von einer passiven Drehung der Euglenen infolge bestimmter Lage des Schwerpunktes am hinteren Ende der langgestreckten Alge kann nicht die Rede sein.

Der Nutzen, welchen die in diesen Untersuchungen dargelegten physiologischen Eigenschaften den Algen gewähren, ist ein offenbarer, und ich glaube, daß er durch das Zusammenwirken beider hier als richtend erkannten Kräfte noch bedeutend erhöht wird. Wenn Euglenen bei starkem Regen oder durch sonstige Ursachen im Freien in den Schlamm vergraben werden, wird ihnen die geotaktische Reizbarkeit in jedem Falle den Weg zeigen, der sie wieder an die Oberfläche führt. Es kann nun aber bei ungleichmäßigen Bodenerhebungen der Fall eintreten, daß der durch den genannten Reiz vorgeschriebene Weg bedeutend länger ist als derjenige, welcher durch den einseitigen Sauerstoffzutritt angegeben wird. Unter solchen Umständen ist also die Euglene instandgesetzt, den kürzesten Weg herauszufinden. Diese Erscheinung zeigt uns folgender auch von SCHWARZ angestellter Versuch: Streicht man auf die innere Fläche eines Glascylinders eine ca. $^1/_2$ cm dicke Schicht Euglena haltenden Sandes und hält letzteren durch Verschluß des Cylinders feucht, so zeigt sich bereits nach 1 Stunde die ganze Oberfläche des Sandes gleichmäßig grün. Eine reichlichere Ansammlung am oberen Rande, wie sie SCHWARZ beschreibt, unterblieb in meinen Versuchen in den meisten Fällen vollständig. Die Algen gingen nämlich sehr bald in den Ruhezustand über.

Es scheint mir auf Grund dieser und anderer nicht weiter zu erörternder Beobachtungen, daß die Schwerkraftwirkung nur so lange energisch in den Vordergrund tritt, als der zur Bildung von Ruhezuständen wahrscheinlich reichlichere Sauerstoffbedarf noch nicht gedeckt ist. Damit harmoniert nämlich auch die Beobachtung, daß auf den oben beschriebenen, senkrecht hängenden Fließpapierstreifen kein Emporwandern der Euglenen gesehen wurde,

obgleich immer sehr lebendige Stadien für die Experimente verwandt wurden. Solchen Versuchen entstammt wahrscheinlich auch die Angabe von SCHWARZ, daß alte Zustände nicht mehr durch die Schwerkraft beeinflußt werden. Denn das Herauskriechen aus dem Sande zeigten nach meinen Versuchen selbst solche Algen, welche bereits in der Bildung von Häuten auf den Kulturgefässen vereinigt waren; nur war die Zeit, die dazu notwendig war, entsprechend der geringeren Bewegungsenergie, bedeutend länger. Es folgte aber aus diesen Versuchen zugleich, daß die Reaktion gegen einseitigen Sauerstoffzutritt erhalten bleibt auch bei Zuständen, bei denen die Schwerkraft nicht mehr reizauslösend wirkt.

Beide zu gleicher Zeit bleiben nach meinen Versuchen auch wirkend bei einer Herabsetzung der Temperatur. Während SCHWARZ angiebt, daß Euglena und Chlamydomonas bei $+ 5 - 6^0$ C die Fähigkeit aufwärts zu steigen verlieren, konnte ich im Dezember 1886 konstatieren, daß Euglena noch bei $+ 3^0$ und selbst bei 0^0 nach oben geht. Es wurden kleine Kapillaren mit Euglena-haltigem Wasser im Dunkelkasten in schmelzenden Schnee gesteckt. Nachdem sich die Algen je nach der Lage der Röhrchen infolge der Schwerkraft- oder Sauerstoffwirkung an einem Ende angesammelt hatten, wurden die Kapillaren alle senkrecht so in den Schnee gestellt, daß sich die Algen am unteren Ende befanden. Diese bewegten sich alle in kurzer Zeit wieder nach oben und hatten auch bei mehrmaliger Wiederholung der Umkehrung der Röhren ihre Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit nicht verloren. Es darf wohl angenommen werden, daß nach halbtägigem Verweilen im Schnee der schmale Wasserfaden der Capillaren nahezu auf 0^0 abgekühlt war.

Es hängt dieses von den SCHWARZ'schen Versuchen abweichende Resultat sicher mit der verschiedenen Temperatur zusammen, bei der die Algen gewachsen waren[1]). Während SCHWARZ jedenfalls mit Sommermaterial experimentierte, waren meine zu obigen Versuchen gebrauchten Euglenen im Dezember 1886 kurz vor dem Schneefalle im Freien gesammelt worden.

Andere Organismen.

Dieselben Versuche, welche im Vorstehenden für Euglena geschildert sind, wurden durchgeführt mit Chlamydomonas

---

1) Ähnliches fand ja auch STRASBURGER für Schwärmsporen l. c.

pulvisculus und Hämatococcus lacustris und zwar gelangten von dem ersteren sowohl die zweiciligen Macrogonidien, als auch die kleinen vierciligen Microgonidien zur Beobachtung. Sie verhielten sich sämtlich in allen Punkten wie Euglena.

Diesen Organismen schließen sich in ihrem Verhalten auch die Schwärmsporen von Ulothrix tenuis Kg an. Sie sind ebenfalls negativ geotaktisch, doch ist die Reizwirkung schon weniger energisch und sicher nur eben ausgeschlüpften Schwärmern inne wohnend. Bei den Versuchen in Kapillarröhrchen fanden sich immer zahlreiche Schwärmsporen, die sich mitten, ja unten an den Wänden festgesetzt hatten. Daß beim Übergang in den Ruhezustand vielleicht Umkehrung der geotaktischen Reizbarkeit eintritt, wie man wohl erwarten könnte, ist ausgeschlossen, da die am oberen Ende angesammelten Schwärmer, falls das Röhrchen nicht umgedreht wurde, auch dort sich festsetzten. Dies geschah selbst im Dunkeln schon nach etwa $1^1/_2$—2 Stunden, in den meisten Fällen sogar schon nach weniger als $^1/_2$ Stde. Wegen dieser ziemlich kurzen Bewegungsdauer ließ sich der Einfluß einseitigen Luftzutrittes weniger sicher feststellen. Doch schließe ich nach meinen Versuchen und nach STRASBURGERS oben erwähnten Angaben auch hier auf ein gleiches Verhalten mit Euglena.

Um größere Mengen der Ulothrix-Schwärmer in meine Kapillaren zu bekommen, verfuhr ich folgendermaßen: Algen, welche übernacht außer Wasser, aber feucht gelegen hatten, wurden am Morgen in Glasröhrchen gebracht, die an einem Ende in eine Kapillare ausgezogen waren. Mit diesem Ende wurde die Röhre nach dem Fenster zu gelegt, und so wanderten die ausgeschlüpften Schwärmer infolge ihrer phototaktischen Eigenschaften in die Kapillare hinein, welche abgebrochen und zu weiteren Experimenten verwandt wurde.

Von farblosen Schwärmern und Flagellaten konnten leider nur zwei gelegentlich zur Untersuchung gezogen werden, nämlich die in alten Kulturen von Euglena oft reichlich vorhandenen Schwärmer von Polyphagus Euglenae und eine vielleicht der Gattung Podo angehörige Form. Beide scheinen vollkommen indifferent gegen die Schwerkraft zu sein. Sie setzen sich nach kurzer Zeit überall an den Wänden fest. Es ist dieses Resultat für den Chytridiaceenschwärmer um so merkwürdiger, als derselbe nach NOWAKOWSKI sich inbezug auf das phototaktische Verhalten an Euglena anschließt.

Ebenso indifferent gegen Schwerkraft, zugleich aber auch indifferent gegen einseitigen Sauerstoffzutritt fand ich die Diatomeen und Oscillarien.

In den Schlamm vergrabene Oscillarien erschienen an allen Wänden des Gefäßes ebenso wie an der freien Fläche. Auf senkrecht hängenden Fließpapierstreifen konnte keine bestimmt vorwaltende Ausbreitung erkannt werden. Ebenso krochen die Organismen unter an 3 Rändern verkittetem Deckglase nach allen Seiten gleichmäßig auseinander. Auch ein Wasserstrom beeinflußte die Bewegungsrichtung nicht.

Von Diatomeen gelangte vor allem eine von mir als Navicula brevis Gun. bestimmte Form zur Beobachtung, die im Frühjahr in den Bächen überall reichlich zu finden ist. Bei ihr lässt sich sehr schön und leicht die von E. Stahl beschriebene Ansammlung am Lichtrande beobachten. Auf hängende Fließpapierstreifen mit oder ohne Wasserstrom gebracht, fand kein Wandern in bestimmter Richtung statt. Auch eine Beeinflussung durch einseitigen Sauerstoffzutritt ist bei den Diatomeen höchst unwahrscheinlich, obschon Engelmann [1]) gefunden hat, daß sie sehr empfindlich gegen die partiäre Pressung desselben sind, und daß die Bewegungen im Dunkeln an das Vorhandensein von Luft geknüpft sind. Unter an drei Rändern verkittetem Deckglase fanden sich Naviculaexemplare im Dunkeln überall gleich reichlich verteilt und nur der Unterschied bestand, daß an der Luftseite die Algen in Bewegung geblieben waren, während an den verkitteten Rändern dieselbe eingestellt worden war.

Es scheint demnach, als ob diesen Organismen, ebenso wie den Oscillarien, falls sie in der Natur durch die Ungunst der Verhältnisse in den Schlamm vergraben werden, kein anderer Fingerzeig für die Bewegungsrichtung zu Gebote steht als das Licht, welches natürlich nur bis in geringe Tiefen in Betracht kommen kann. Damit harmoniert auch die Beobachtung, daß Diatomeen im Dunkeln unvollkommener aus dem Sande herauskriechen als im Lichte. Ganz ähnliche Erscheinungen beobachtete ich gelegentlich der nachfolgenden Untersuchung der Desmidiaceen an einer nicht näher bestimmten Pleurosigmaspecies, die mit den Algen im Licht auf senkrecht in die Kulturen gestellten Objektträgern emporgekrochen war, im Dunkeln dagegen auf isolierten Glasplatten keine vornehmliche Bewegungsrichtung erkennen liess.

---

1) Licht- und Farbenperception niederer Organismen pg. 237 l. c.

Desmidiaceen.

Eine kurze Litteraturbetrachtung mag zunächst zeigen, welche Fragen veranlassten, die Desmidiaceen in den Kreis dieser Beobachtungen hereinzuziehen.

Im Jahre 1878 hatte E. Stahl in den Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg einen Aufsatz veröffentlicht „über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegung der Desmidien", der dann 1880 in der botanischen Zeitung als Anhang zu der Arbeit „Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtuug auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche", mit wenigen Änderungen wieder abgedruckt worden ist. Stahl lehrte in demselben zum erstenmal die bis dahin überhaupt wenig bekannten Bewegungen der Desmidiaceen etwas näher kennen, indem er für Closterium moniliferum nicht nur die Art und Weise der Ortsveränderung beschrieb, sondern auch zugleich nachwies, daß dieselbe in bestimmter Weise durch Stärke und Richtung des Lichtes beeinflußt wird. Er fand nämlich folgendes:

Closterium moniliferum heftet sich mit einem Ende seiner Längsachse dem Substrate an, erhebt dagegen das andere unter bestimmtem Winkel über dasselbe. In dieser Stellung wird das freie Ende verschiedenartig im Raume herumgeführt, bis es schließlich zum Boden geneigt, sich seinerseits festheftet und nun zum Stützpunkt für die Alge dient, während das vorher festsitzende Ende losgerissen und wie das vorige frei herumgeführt wird. Die Alge hat sich damit überschlagen und ist um ihre Körperlänge vom ersten Standpunkte fortgerückt. Durch oftmalige Wiederholung dieses Überschlagens in bestimmter Richtung wird in kurzer Zeit ein ansehnlicher Weg zurückgelegt. Die Alge kann aber eine Fortbewegung auch noch in der Art ermöglichen, daß sie, ohne die Enden zu wechseln, auf dem einmal festgehefteten Ende rutscht.

Das Licht übt nun nach Stahl auf diese Bewegungen einen doppelten Einfluß aus: Es veranlaßt einerseits eine durch die Richtung des Strahlengangs bedingte Einstellung der Achse der Alge, andererseits eine bestimmte Richtung der Fortbewegung der letzteren. Bei schwachem Licht stellt das Closterium seine Längsachse zunächst in Richtung des Strahlenganges, überschlägt sich dann in oben beschriebener Weise, erhebt sich von neuem, führt das freie Ende wieder bis zur bezeichneten Achseneinstellung herum etc. Es nähert sich also der Lichtquelle. Bei starker Be-

leuchtung dagegen stellt die Alge ihre Längsachse senkrecht zum Strahlengange und bewegt sich schließlich in dieser Stellung rutschend vom Lichte weg.

Bei andern Desmidiaceen konnte Stahl direkt mikroskopisch mehr oder weniger nur ein Erheben des einen Endes und bei Pleurotaenium-Arten auch eine durch das Licht bedingte und im gleichen Sinne wie bei Closterium moniliferum dem Strahlengang gegenüber herbeigeführte Einstellung der Achse, nirgends aber eine fortschreitende Bewegung vom oder zum Lichte beobachten. Doch zeigten die an Ausschnitten im übrigen verdunkelter Gefäße bei allen untersuchten Spezies stattfindenden Ansammlungen, daß eine positiv phototaktische [1]) Bewegung stattfindet.

An diese Arbeit anknüpfend legte sich nun G. Klebs [2]) die Frage vor, ob die Desmidiaceen überhaupt „eine eigne, vom Lichte unabhängige Bewegung besitzen.“ Er hegt nämlich die Ansicht, daß Stahl in dem Lichte nicht nur einen Regulator der Stellungs- und Bewegungsrichtungen, sondern auch die Ursache der Bewegungen erblickt. Dass die Bewegungen der Desmidiaceen ebenso wie die der Schwärmsporen auch im Dunkeln stattfinden, war Stahl wohl bekannt, nur hatte derselbe diesen Punkt in einer Arbeit, die ausschließlich von den Stellungsänderungen der Chlorophyllkörner, sowie gewisser frei beweglicher Organismen handelte, nicht näher berücksichtigt und den Bewegungsmechanismus der Desmidiaceen, wie auch der Diatomeen und Schwärmsporen auf sich beruhen lassen. Wenn Closterium moniliferum im starken Lichte eine andere Bewegungsart zeigte als im schwachen, so war dies, wenn nicht Zufall, so doch ein uns jetzt weniger interessierender Nebenumstand, mit dessen Hervorhebung auch Stahl jedenfalls keineswegs andeuten wollte, daß die Änderung des äußeren Reizes eine Änderung der Bewegungsart nur deshalb hervorrufen würde, weil der erstere eben die Ursache der Bewegung sei, sondern der Umstand sollte vielmehr seine Erklärung jedenfalls in der bei dieser Bewegungsart zugleich befriedigten Einstellung der Achse und der Ortsveränderung als solcher zu suchen sein.

Klebs dehnte die Untersuchungen Stahls, die ja wesentlich nur Closterium moniliferum betrafen, auf zahlreiche Desmidiaceen-

---

1) cf. die Anmerkung pg. 1.

2) G. Klebs, Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. V. Bd. No. 12.

species aus und fand, daß je nach den Species man folgende Formen der Bewegung unabhängig von äußeren Agentien unterscheiden kann:

1) Closterium acerosum, Tetmemorus granulatus etc. zeigen „ein Vorwärtsgleiten auf der Fläche, wobei das eine Ende der „Zelle den Boden berührt, das entgegengesetzte mehr oder minder „davon absteht und während der Bewegung hin und herpendelt."

2) Bei Closterium didymotocum, Pleurotaenium-, Euastrum-, Cosmarium- und Penium-Arten ist vorherrschend „ein Erheben „senkrecht zum Substrat, dann allmähliches Aufsteigen über das„selbe, währenddessen das freie Ende weite kreisende Schwingungen „vollführt."

3) Bei Closterium moniliferum beobachtet man nach Stahl das beschriebene Überschlagen, welches unterbrochen wird durch Erheben und Kreisen des freien Endes.

4) Die stark gekrümmten Formen, wie Closterium Dianae und Cl. Archerianum zeigen: „ein Erheben in Querstellung, sodaß beide „Enden den Boden berühren, seitliche Bewegungen in dieser Lage, „dann Aufwärtsheben des einen Endes und Kreisen desselben, und „wieder Abwärtssenken zur früheren Querstellung oder vorher zur „ausgestreckten Bodenlage." [1])

„Vor allem ist zu bemerken," fährt Klebs fort, „daß die be„treffenden Bewegungsformen nicht den genannten Desmidiaceen „ausschließlich eigen, sondern nur besonders charakteristisch für „dieselben sind."

Ermöglicht werden diese Stellungsänderungen, wie Klebs erkannte, durch die Ausscheidung von Gallertfäden, welche, je nachdem sie frei ins Wasser ragen oder dem Substrate anliegen, je nachdem sie konstant von einem oder abwechselnd von beiden Enden der Alge ausgeschieden werden, die eine oder die andere Form der Bewegung bedingen, worauf hier, da es uns weniger interessiert, nicht weiter eingegangen werden kann.

Die für uns wichtigste Frage ist vielmehr die nach der Beeinflussung der Bewegungen durch äußere Agentien. Klebs findet hierauf bezüglich folgendes:

1) Da sich die Desmidiaceen, wie schon bekannt, an Ausschnitten im übrigen verdunkelter Gefäße ansammeln, muß ein Wandern derselben nach der Lichtquelle hin stattfinden.

Direkt mikroskopisch verfolgen, wie Stahl, konnte Klebs

---

1) cf. das im letzten Abschnitte dieser Abhandlung bezüglich dieser Bewegungsarten Gesagte.

dasselbe nicht; er kann deshalb auch nicht angeben, in welcher Weise es vor sich geht.

Die Beobachtung von Stahl, daß die Algen starkes Sonnenlicht fliehen, konnte durch Klebs an den von ihm untersuchten Formen nicht bestätigt werden; ebensowenig ließ sich bei schwacher oder starker Beleuchtung eine bestimmte Einstellung der Achse der Alge gegenüber dem Strahlengange konstatieren.

Das Licht ist demnach von ziemlich geringer Bedeutung und es ist

2) das von Stahl dem Lichteinfluß zugeschriebene Emporsteigen der Algen an den senkrechten Wänden der Kulturgefäße viel eher auf Rechnung der Einwirkung der Schwerkraft zu stellen.

Die für diese letzte Anschauung erbrachten Beweise will der Verfasser wohl selbst nicht als genügend betrachtet haben. Denn das Emporsteigen der Algen im Dunkeln kann ja auch Folge der gleichmäßigen Ausbreitung über die zu Gebote stehenden Substratflächen sein und die Beobachtung, daß die Lageveränderung einer als Substrat für Exemplare von Cl. acerosum dienenden Glasplatte eine Anderung der Richtung der nach Typ. 1 vor sich gehenden Bewegung der Algen stets in dem Sinne veranlaßte, daß sich letztere in Richtung der Schwerkraft nach oben bewegten, macht eine geotaktische Empfindlichkeit dieser Art zwar in hohem Grade wahrscheinlich, aber doch zumal wegen gleichzeitiger Einwirkung des Lichtes, welches ja hauptsächlich von oben kommt, nicht zur Gewißheit.

3) Endlich fand Klebs, daß das Emporsteigen der Algen auf Schleimfäden über das Substrat (Typ. 2) unabhängig von Licht und Schwerkraft ist, daß es vielmehr in einem Einflusse des Substrates begründet und den anderwärts als „Substratrichtung“ bezeichneten Erscheinungen gleichzustellen ist. Ebenso ist der bei Rutschbewegungen innegehaltene Erhebungswinkel als durch das Substrat bedingter „Eigenwinkel“ anzusehen.

Diese Litteraturbetrachtung lehrt uns betreffs der Lichtwirkung folgendes:

Stahl fand, daß Cl. moniliferum gegen das Licht 1) durch eine bestimmte Stellung der Achse und 2) durch eine bestimmte Richtung der Fortbewegung reagiert. Letztere konnte nur bei dieser Species, erstere dagegen auch bei Pleurotaenium-Exemplaren

verfolgt werden. Beide Reaktionen ändern sich in der angegebenen Weise mit Änderung der Beleuchtungsstärke.

Klebs dagegen konnte bei den von ihm untersuchten Species weder die Einstellung der Achse noch eine durch die Lichtwirkung bedingte Fortbewegung der Algen mikroskopisch verfolgen. Er fand nur eine allmähliche Ansammlung an Ausschnitten im übigen verdunkelter Gefässe. Vor allem sah er nie die Desmidiaceen zu starkes Licht fliehen.

Daraus ergaben sich für mich nachstehende Fragen: 1) Lässt sich auch bei anderen Desmidiaceenspecies als Cl. moniliferum die bei schwacher Beleuchtung stattfindende Lichtwärtsbewegung direkt mikroskopisch verfolgen oder nimmt Closterium moniliferum eine exceptionelle Stellung ein? 2) Verursacht die Richtung und Stärke der Beleuchtung bei manchen Desmidiaceen eine bestimmte Stellung der Achse in der von Stahl angegebenen Weise? 3) Giebt es Desmidiaceen, die wie Cl. monilif. nach Stahl, das direkte Sonnenlicht fliehen?

An diese Untersuchung sollte dann auch eine Prüfung der durch Klebs angeregten Fragen nach dem Einfluß der Schwerkraft und des Substrates geknüpft werden, die ja wieder im engen Connex zum ersten Teile dieser Arbeit standen.

Herkunft und Behandlung des Materiales: Da bei den erstgenannten Fragen vielleicht der durch die vorhergehende Behandlung bedingten Eigenheiten des Materials Rechnung zu tragen ist, wird es gut sein, einiges über dessen Herkunft und Behandlung zu sagen.

Ein Teil der untersuchten Desmidiaceen war im Sommer 1886 in einem Teiche auf dem Luftschiff bei Jena gesammelt worden. In großen Kulturgefäßen hatte dieser Algenschlamm den ganzen folgenden Winter über im geheizten Zimmer vor einem Nordfenster gestanden. Im Frühjahr 1887 wurden die Kulturen während der regnerischen Tage des April und Mai vor ein Ostfenster unverdeckt gestellt. Hier entwickelten sich noch während der trüben Tage die ersten Schleimkegel an der Oberfläche des Schlammes. Enthalten waren darin hauptsächlich folgende Formen, die einer näheren Betrachtung unterzogen wurden:

Desmidium Swartzii Ag., D. cylindricum Grév. — Pleurotaenium nodulosum de By, coronatum Rbh. — Closterium striatolum[1]) Ehrb., Cl. moniliferum Ehrb. (sehr große Varietät), Cl.

1) Es gleicht die am meisten vorhandene Varietät dieser Species

lineatum Ehrb., Cl. Dianae Ehrb. — Penium Digitus Bréb. — Micrasterias Rotata Ralfs, — Euastrum insignis Hass., Eu. ansatum Ralfs. — Cosmarium Botrytis Menegh., C. Meneghinii Bréb.

Eine zweite in ganz gleicher Weise behandelte Kultur entstammte einem kleinen Wasserbecken im botanischen Garten zu Jena. Sie enthielt anfangs nur Closterium moniliferum Ehrb. Später erschien daneben reichlich ein fast gar nicht gekrümmtes Cl. acerosum Ehrb. Das Closterium moniliferum gehörte einer sehr kleinen Varietät dieser Species an, die im Habitus sehr gut stimmt mit der von Ehrenberg [1]) Tafel V. Nr. XVI. 2 und 3 abgebildeten Form. Diese Varietät war es, welche in der nachfolgenden Arbeit hauptsächlich gemeint ist, wenn von Cl. moniliferum die Rede ist.

Man sieht, daß diese beiden Kulturen, bei denen mir gerade die Behandlung wichtig zu sein scheint, immer schwach beleuchtet, eigentlich nie der direkten Sonne ausgesetzt gewesen sind.

Ferner erhielt ich noch Algenschlamm von Herrn Dr. G. Klebs in Tübingen. Derselbe enthielt namentlich: Tetmemorus granulatus Ralfs, T. Brebissonii Ralfs, sowie Cl. didymotocum Corda. Leider waren gerade diese Algen nur sehr kurze Zeit vor einem Nordfenster in guter Vegetation zu halten, so daß sie wenig verwendet worden sind.

Endlich standen mir noch Desmidiaceen von Freiburg i./Br. zur Verfügung, welche Herr Dr. Klein zu schicken die Güte hatte. Von denselben wurde für die Untersuchung namentlich verwandt: Micrasterias Rotata Ralfs, das nur mit M. truncata gemengt in erstaunlicher Menge in einer Kultur auftrat und eine große Varität von Cl. moniliferum, sowie Staurastrum-Arten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen Herrn, die mir durch Übermittlung von Material behülflich gewesen sind, an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Angefügt mag an diese Betrachtung des Materials noch werden, daß man von der Güte desselben in außerordentlichem Maaße abhängig ist. Für die Untersuchungen sind nur in üppigster Vegetation befindliehe Algen überhaupt verwendbar; mit Reserve-

---

in der Gestalt am meisten der von Klebs „über die Formen einiger Gattungen der Desmidiaceen Ostpreußens“ auf Tf. II Fig. 2 skizzierten Form, doch geht sie nach einer Seite in Cl. turgidum, typicum Klebs nach der andern in Cl. Lunulae über.

1) Ehrenberg, die Infusionstierchen als vollkommene Organismen.

stoffen gefüllt, habe ich sie auch unter den sonst günstigsten Umständen nie energisch, meist gar nicht beweglich gesehen. Ja selbst Material, welches man für das denkbar beste hält, zeigt sich zuweilen in hohem Grade indifferent, und man erhält absolut keine Resultate, während in andern Fällen unter scheinbar ganz gleichen Verhältnissen die Versuche mit überzeugender Klarheit gelingen. Die Ursachen dieses ungleichen Verhaltens sind bis jetzt noch nicht aufgeklärt.

Einfluß des Lichtes: Die erste von uns in betreff des Lichteinflusses zu beantwortende Frage bezieht sich im Grunde nur auf eine weniger wichtige und nur graduelle Verschiedenheit in der von Stahl und Klebs beobachteten Reaktion der Algen. Denn es könnte uns schließlich gleichgültig sein, ob wir die positiv phototaktische Bewegung direkt mikroskopisch verfolgen können oder nicht; es genügt nachgewiesen zu haben, wie das bereits von beiden Autoren für die von ihnen beobachteten Species geschehen ist, daß dieselbe wirklich vorhanden ist. Doch erfordert die Untersuchung des Fehlens oder Vorhandenseins der Achseneinstellung einmal die mikroskopische Beobachtung und wir werden daher zugleich auch auf den erwähnten Umstand unser Augenmerk lenken.

Ich kann zunächst wiederum auch für die von mir beobachteten Desmidiaceenspecies mit Ausnahme der Kettenformen bestätigen, daß sie in Kulturgefäßen sich vornehmlich an der Lichtseite ansammeln. Die Zeit, innerhalb welcher dies geschieht, ist je nach der Bewegungsenergie der betreffenden Species sehr verschieden. Am deutlichsten und besten gelingt der Versuch im allgemeinen mit langgestreckten Formen, wie Pleurotaenium, Tetmemorus, Penium und Closterium; am geringsten fand ich dem entgegen die Bewegungsenergie bei Cosmarium, Micrasterias und Staurastrum-Arten. Doch wechselten die Verhältnisse individuell oft sehr bedeutend.

Schneller als mit ganzen Kulturen kann man sich von einer solchen Lichtwirkung überzeugen, wenn man mit einer Pipette gut bewegliche Algen in einen großen Tropfen Wasser auf den Objektträger bringt und dieses Präparat ohne Deckglas in eine feuchte Kammer legt, welche nur durch einen schmalen Spalt aus ganz bestimmter Richtung Licht empfängt. Pleurotaenium nodulosum, welches sich nach meinen Erfahrungen überhaupt zum Studium der Lichtwirkung am besten eignet, fand ich bei

gutem Material schon nach wenigen Stunden vornehmlich in der lichtwärts liegenden Seite des Tropfens, während die andere Hälfte des letzteren fast frei davon war. Zu einer etwa ausnahmslosen Ansammlung am Lichtrande kam es jedoch nur in sehr wenigen Versuchen, weil die Algen in solchen Präparaten die Bewegung immer zu bald einstellen. Aus demselben Grunde ist bei weniger lebendigen Formen kein dem bloßen Auge sichtbares Resultat zu erwarten. Doch läßt sich bei diesen die Lichtwärtsbewegung in der Weise anschaulich machen, daß man die bei der Bewegung gebildeten Gallertfäden, die ja den Weg des einzelnen Individuums bezeichnen, vorsichtig in der von Klebs angegebenen Weise mit Methylviolett färbt. Ich überzeugte mich so, daß die überwiegende Mehrzahl der Individuen aller rutschenden Species (wieder mit Ausnahme der Kettenformen, von denen ich überhaupt keine fortschreitende Bewegung sehen konnte) immer schon eine Wanderung nach der Lichtquelle hin begonnen hatte, ehe die Bewegung eingestellt worden war. Freilich fanden sich in allen Präparaten auch immer Schleimfäden, welche von der Lichtseite wegführten, doch tritt ihre Anzahl ganz bedeutend zurück.

Die mikroskopische Beobachtung zeigt nun folgendes:

Hat man eine Anzahl gut beweglicher Desmidiaceen in einen grossen Tropfen Wasser auf einen Objektträger ohne Deckglas gebracht und dieses Präparat wenige Minuten ruhig auf dem Arbeitstische liegen lassen, so findet man bei mikroskopischer Untersuchung, bei der wir immer nur auffallendes, kein Spiegellicht benutzen wollen, die Algen in einer oder der andern Weise auf dem Substrate aufgerichtet, so daß das eine Ende dasselbe berührt, während das andere unter einem Winkel von 30—50 und noch mehr Graden davon absteht und sich pendelnd im Wasser bewegt. Diese Erscheinung ist bei allen Formen und mit Ausnahme der Pendelbewegung auch bei den Ketten die gleiche. Die Alge sitzt stets mit einem Ende der längsten Achse, Micrasterias mit einem Ende des sogenannten Mittelfeldes auf, welche Stellen auch zugleich die Orte der für die Bewegung nötigen Schleimabsonderung bezeichnen.

Ohne besondere Vorsichtsmaßregeln wird man im diffusen Tageslichte in der Nähe des Fensters in solchen Präparaten weder eine bestimmte Richtung der Achse der Alge noch der Fortbewegung erkennen können. Blendet man hingegen durch seitliche Schirme das Licht an 3 Seiten ab und läßt nur das vom Fenster her kommende hinzu, so sieht man vor allen andern die Pleurotänien ihr freies Achsenende nach dem Fenster hin wenden, so

daß die Achse selbst anscheinend in Richtung der Strahlen steht; allerdings auch nur bedingtermaßen, da nämlich, wie KLEBS richtig bemerkt, die Alge um diese Ruhelage zu pendeln fortfährt. Aus diesem Grunde und aus der Thatsache, daß immer zahlreiche unbewegliche Exemplare sich zugleich neben beweglichen im Gesichtsfelde befinden, ist es zu erklären, daß man nie ein vollkommen harmonisches Bild aus solchen Präparaten heraussieht.

Neben den Pleurotänien zeigte noch Cl. lineatum und juncidum eine sehr unvollkommene Lichteinstellung. Cl. moniliferum bot ein abnormes Verhalten dar, wovon unten im Zusammenhange die Rede sein soll.

Um die Abhängigkeit der Achsenrichtung vom Strahlengange zu beweisen, war es nötig, den Lichteinfall zu ändern. Dies bewerkstelligte ich folgendermaßen: Das Mikroskop wurde in einen dafür gefertigten Kasten aus dickem schwarzen Papier gestellt, an dem sich vorn und an der Seite je ein Fenster befand, welches je nach Bedürfnis geöffnet und geschlossen werden konnte. Dadurch war es mit Hilfe von Spiegeln möglich, abwechselnd zwei senkrecht zu einander stehende Strahlengänge auf die Algen einwirken zu lassen. Pleurotaenium nodulosum und Pl. coronatum konnten mit dieser Vorrichtung leicht in grösserer Anzahl zu Stellungsänderungen veranlaßt werden, wenn bald das eine, bald das andere Fenster des Kastens geöffnet wurde. Immer ging das Bestreben dahin, die freie Spitze nach der Lichtquelle hin zu kehren. Allerdings erlahmten auch diese Algen nach mehrmaliger Einstellung, und es traten dann häufig sehr lange Ruhepausen ein. Auch war die Reaktion bei verschiedenen Exemplaren verschieden schnell vollzogen. Ich sah Individuen, die innerhalb 2 Minuten dem neuen Strahlengange gefolgt waren, während andere mehr als 10 Minuten dazu gebrauchten, noch andere überhaupt nicht reagierten. Von den erwähnten Closterien habe ich überhaupt nur vereinzelt sehr lebendige Individuen sich bezüglich der Einstellung wie die Pleurotänien verhalten sehen.

Die übrigen untersuchten und oben aufgezählten Species ließen bei dieser Versuchsanstellung in der Nähe des Fensters keine bestimmte Beziehung zwischen Achsenrichtung und Lichtrichtung erkennen. Ihre Stellungen und Stellungsänderungen waren selbst bei konstantem Strahlengange sehr verschieden. Es war jedoch die Frage nahegelegt, ob eine Verminderung der Lichtstärke eine Beschleunigung und Vervollkommnung der Reaktion herbeiführen würde. In gewissem Sinne hat sich diese Vermutung bestätigt,

In schwachem Dämmerungslichte am Abend konnte ich nämlich bei seitlicher Lichtabblendung auch von Cosmarium Meneghini und Closterium striatolum vereinzelt eine Einstellung erzielen. Von anderen Formen aber ließ sich auch hier keine Beeinflussung nachweisen, und sie tritt bei ihnen demnach wahrscheinlich erst nach Zeiträumen ein, über welche hinaus die direkte Beobachtung der Natur der Sache nach nicht ausgedehnt werden kann. Daß sie trotzdem existiert, wird erhellen, wenn man die später folgenden Betrachtungen zusammennimmt mit der Thatsache, daß auch diese Formen in Kulturgefäßen, welche lange einseitig beleuchtet sind, an die Lichtseite gehen.

Zu dieser Einstellung der Achse tritt nun in den meisten Fällen sehr bald eine fortschreitende Bewegung der Algen nach dem Lichte hin. Dieselbe läßt sich für die Pleurotänien mikroskopisch sehr leicht verfolgen. Die Algen rutschen in der von Klebs sub Typ. 1 beschriebenen Art, indem sie immer die geschilderte Achseneinstellung möglichst beizubehalten suchen. In derselben Weise bewegen sich die langgestreckten Closterien (lineatum und juncidum). Ich fand im allgemeinen, daß, je unsicherer die Feststellung der Achsenorientierung, um so schwerer auch die Verfolgung der phototaktischen Ortsveränderung war; und das ist, wie wir sehen werden, sehr natürlich.

Es resultiert aus den bisher angeführten Beobachtungen, daß das von Stahl für Closterium moniliferum geschilderte Verhalten gegen schwaches Licht sich auch bei andern Desmidiaceenspecies findet. Denn daß der hervortretende Bewegungsmodus ein anderer war, ändert ja die Sache an sich nicht im geringsten. Es bleiben seine Resultate bestehen: die Alge stellt ihre Achse ein und sucht sich der Lichtquelle zu nähern. Aber die ganze Erscheinung muß anders gedeutet werden, als es von Stahl geschehen ist.

Soweit nämlich meine Beobachtungen reichen, stellt sich bei jeder Fortbewegung auf horizontalem Substrat, wobei man zunächst nur an das Rutschen der Pleurotänien denken möge, eine Desmidiacee stets so, daß das freie Ende der längsten Achse, welche unter bestimmtem Winkel zum Substrate steht, vorangeht, und daß eine durch die Längsachse der Alge senkrecht zum Substrat gelegte Ebene den bei der Bewegung ausgeschiedenen Gallertfaden nach hinten in sich aufnimmt. Diese Achsenrichtung ist demnach Erfordernis für die Bewegung der Desmidiaceen.

Angenommen nun, die Alge suche gleichwie eine Schwärmspore einem schwachen Lichte entgegenzugehen, so muß sie gemäß

ihrer eigentümlichen Bewegungsart und infolge dieses Zusammenhanges zwischen Achsenrichtung und Bewegungsrichtung ihre freie Spitze nach der Lichtquelle hin kehren. Oder andererseits angenommen, die Alge werde infolge eines Lichtreizes veranlaßt, ihre Längsachse in Richtung der Strahlen zu stellen, so wäre ihr, wenn sie unter Beibehaltung dieser Einstellung sich fortbewegen wollte, aus eben demselben Grunde ein ganz bestimmter Weg vorgeschrieben. Es leuchtet demnach ein, daß die bisher in zwei verschiedene Erscheinungen zerlegte Lichtwirkung, soweit sie mit Fortbewegung verbunden ist, nur eine einzige Reaktionsweise repräsentiert und nicht anders aufzufassen ist, als die positiv phototaktische Bewegung einer Schwärmspore und die damit notwendig verbundene Richtung der Längsachse des Organismus in Richtung der Strahlen.

Ob hierbei die Einstellung das Primäre und die Bewegungsrichtung das Sekundäre ist oder umgekehrt, ist a priori schwer zu entscheiden.[1]) Leider wurde ich auf den geschilderten Zusammenhang erst zu einer Zeit aufmerksam, wo die Untersuchungen eigentlich schon abgeschlossen und die Algen nicht mehr in günstiger Vegetation waren. Es fehlen mir deshalb Versuche, welche die aufgeworfene Frage zu entscheiden imstande wären. Doch bin ich leider, trotz dieser empfindlichen Lücke, gegenwärtig aus anderen Gründen genötigt, diese Untersuchungen vorläufig fallen zu lassen, zumal bei der Tücke des Materiales die Zeit bis zur Erlangung eines endgültigen Entscheides nicht absehbar ist. Die Experimente würden durch Messungen zu prüfen haben, ob, wie Stahl annahm und wir bisher bestehen ließen, der Erhebungswinkel der Algen gleich (oder doch annähernd gleich) dem Komplemente des Einfallswinkels des Lichtes ist, und ob mit Anderung des letzteren eine Änderung des ersteren Hand in Hand geht. Die Gleichheit beider würde durch die Art der Bewegung nicht erklärt werden können. Ich glaube aber trotz des Mangels an präcisen Versuchen bei Vergegenwärtigung meiner sonstigen Beobachtungen sicher zu sein, daß eine solche Gleichheit beider Winkel nicht existiert, und daß der Erhebungswinkel der Alge eine unter allen äußern Bedingungen für eine bestimmte Species ziemlich konstante Größe hat, welche der Spezies als Charakteristikum an-

---

1) Die Analogieschlüsse, welche man bezüglich dieser Frage vielleicht aus der in der Anmerkung pg. 1 citierten Arbeit Wortmanns ableiten könnte, sind aus oben genanntem Grunde außer Acht gelassen worden.

haftet. Ich deute ihn deshalb wie Klebs als einen „Eigenwinkel“, der aber nicht sowohl durch das Substrat als vielmehr durch die Form des Endes der Alge, auf dem sie rutscht, bedingt ist. Es scheint mir nämlich, daß er immer so gewählt wird, daß beim Fortrutschen der möglichst kleinste Reibungswiderstand geboten ist. Damit harmoniert auch, daß dieser Winkel nur so lange wirklich konstant bleibt, als die Alge rutscht, und daß er während des Kreisens des freien Endes gar oft vergrößert oder verkleinert wird.

Ich erblicke daher die eigentliche Lichtwirkung in dem Wandern nach der Lichtquelle hin und betrachte die Einstellung der Achse als notwendige Vorbedingung. Freilich besteht dagegen der Einwand, daß Achsenorientierung, ohne mit Bewegung verknüpft zu sein, vorkommt.

Doch ist die Fortbewegung der Algen nie eine ununterbrochene, sie wechselt mit oft sehr langen Ruhepausen, während deren wahrscheinlich eine Neubildung des für die Bewegung erforderlichen Schleimmaterials stattfindet. Was ist es nun anderes, wenn die Alge, nachdem sie die freie Spitze nach der Lichtquelle hin gewandt hat, eine Zeitlang in dieser Stellung verharrt, bevor sie zu rutschen beginnt? Ich sehe keinen principiellen Unterschied darin, ob der Ruhepause Rutschbewegung oder kreisende Bewegung, welche zur Einstellung führte, vorherging. Die ganze Bewegungsart der Desmidiaceen ist überhaupt in ihrem stetigen Verlaufe mehr der einer Diatomee als einer Schwärmspore zu vergleichen. Es erklärt sich daraus auch zum Teil, warum bei vielen Species die direkte Beobachtung der Phototaxie so erschwert ist und warum nur einzelne sehr gut bewegliche Species, resp. Individuen (wie bei meinen Versuchen die Pleurotänien, bei Stahl Cl. moniliferum) die direkte mikroskopische Verfolgung gestatten. Bei solchen Formen wird man denn auch immer sehen, daß der Einstellung entweder die Bewegung in dem durch sie gebotenen Sinne folgt, oder daß sie selbst nicht dauernd innegehalten wird.

Ich halte deshalb den besprochenen Einwurf nicht für gewichtig, zumal unsere Deutung eine Schwierigkeit der gegenteiligen Auffassung vermeidet. Es sei nämlich darauf hingewiesen, daß in der die Einstellung veranlassenden Reaktion der Desmidiaceen ein gerader Gegensatz bestände gegenüber dem Verhalten der Chlorophyllkörner höherer Pflanzen. Wie Stahl nachgewiesen hat, bieten die letzteren einem schwachen Lichte die möglichst größte, einem starken die geringste Fläche dar, während die geschilderte

Einstellung der Desmidiaceen bezüglich des Chlorophyllapparates zum gerade entgegengesetzten Resultate führte.

Was nun aber nach dieser Auseinandersetzung des Verhältnisses zwischen Achseneinstellung und Fortbewegung bezüglich des Rutschens gilt, gilt mutatis mutandis auch bezüglich des bei gekrümmten Closterien auftretenden Überschlagens. Auch eine solche Desmidiacee wird, wenn sie sich der Lichtquelle nähern will, die freie Spitze natürlich zunächst nach dieser Seite hin führen müssen. Das erübrigt wohl keiner weiteren Auseinandersetzung.

Ferner erklärt uns unsere Deutung der Einstellung bei schwachem Lichte auch die von Stahl bei starker Beleuchtung geschilderte Querstellung der Alge. Denn angenommen, die Desmidiaceen flöhen ein starkes Licht, so wird dieselbe einfach erfordert sein. Es wäre allerdings auch hier nicht nötig, daß die Achse gerade so über das Substrat erhoben wird, daß die Strahlen sie senkrecht treffen, wie Stahl es, aber wie ich glaube, ebenfalls mit Unrecht annimmt. Der Erhebungswinkel der Alge ist jedenfalls auch hier der durch den möglichst kleinsten Reibungswiderstand bedingte „Eigenwinkel". Doch wir haben ja bisher noch gar keine Versuche im starken Lichte geschildert.

Klebs hat, wie gesagt, bei keiner Desmidiacee ein Fortwandern aus dem direkten Sonnenlichte konstatieren können. Ich kann ihm dagegen versichern, daß im Wassertropfen auf dem Objektträger ohne Deckglas mein Material zum Teil gerade die negative Phototaxie in sehr augenfälliger Weise zeigte. Ich beobachtete auch hier nur bei auffallendem, aber direktem Sonnenlichte unter Abblendung des Spiegels. Auch hier waren es wieder die Pleurotänien, mit welchen das Experiment am besten gelang. Wenn daher Klebs angiebt, daß Pleurotaenium-Arten gerade vorwiegend ein Erheben auf Gallertfäden senkrecht zum Substrat zeigen, so hat er wahrscheinlich die von mir untersuchten Species nicht zur Untersuchung gehabt, oder es liegt das verschiedenartige Verhalten derselben an der verschiedenartigen Güte resp. Behandlung des Kulturmateriales, worauf unten noch einmal hinzuweisen sein wird.

Um gerade die Exaktheit, mit welcher Pleurotaenium nodulosum und coronatum gegen direktes Sonnenlicht reagierten, zu zeigen, seien folgende Protokollnotizen angeführt: „Im direkten Sonnenlichte. Von 9 Exemplaren von Pleurotaenium nodulosum, die im Gesichtsfelde sind, bewegen sich 8 vom Lichte weg, das

neunte ist unbeweglich. Ein Exemplar hat sich dabei in 8 Minuten um etwa seine doppelte Länge fortbewegt. Nach $1^1/_2$ stündiger Beobachtung erscheinen vom Fenster her neue Individuen im Gesichtsfelde, während die alten teilweis darüber hinausgewandert sind.“ Und ferner: „7 Exemplare von Pleurotaenium coronatum stellen sich im direkten Sonnenlichte sämtlich parallel, und zwar so, daß das freie Ende vom Lichte weggekehrt ist, und rutschen in dieser Richtung.“

Was die Fortbewegung selbst betrifft, so konnte ich bei Pleurotaenium nodulosum auch nur eben dasselbe Rutschen mit leichten seitlichen Schwankungen konstatieren, welches diese Form im schwachen Lichte zeigte. Bei Pleurotaenium coronatum gestaltete sich dieselbe jedoch außerdem noch in folgender Weise. Die Algen waren zuweilen dem Substrate nicht fest angeheftet, sondern auf einem Schleimfaden beträchtlich über dasselbe erhoben, wie es Klebs beschreibt. Da sie nun aber ihre freie Spitze behufs negativ phototaktischer Bewegung von der Lichtquelle wegkehrten, so war dadurch bedingt, daß der Gallertfaden, der infolge seiner Länge bald nicht mehr die genügende Tragkraft besaß, nach dieser Seite hin überbrach und daß so ein Entfernen aus der direkten Sonne resultierte.

Bei Pleurotaenium coronatum beobachtete ich öfter, daß zwei Individuen nach Entstehung aus einem Mutterindividuum wie die einer Kettenform vereinigt geblieben waren. Ein solches Doppelindividuum verhielt sich in jeder Hinsicht wie ein einfaches.

Ich habe dieselben Versuche mit den Pleurotänien öfter mit gleichem Erfolge wiederholen können. Durch Färbung des bei der Bewegung gebildeten Gallertfadens konnte ich mich deutlich von dem Wege überzeugen, den jedes einzelne Individuum genommen hatte. Durch vorsichtiges Drehen des Präparates, wobei die Algen im Tropfen übrigens nur selten nachteiligen Schwankungen ausgesetzt sind, konnte ich leicht eine beliebige Änderung der Bewegungsrichtung derselben veranlassen.

Von den anderen untersuchten Desmidiaceenspecies lehnen sich Tetmemorus granulatus und Closterium lineatum in ihrem Verhalten gegen starkes Licht und ihre Bewegungsart an Pleurotaenium nodulosum an, während bei Formen wie Cosmarium, Euastrum und Staurastrum häufig die für Pl. coronatum geschilderte Art der Ortsveränderung hervortritt. Wegen der Geringfügigkeit der Bewegung ist es bei diesen letztgenannten Formen nicht leicht, das Fortwandern vom Lichte zu beobachten. Ich habe sie meist nur

durch vorsichtige Färbung der Gallertfäden sicherstellen können. Um die Stärke derselben zu illustrieren, sei z. B. bemerkt, daß an Präparaten, die ca. 1 Stunde dem direkten Sonnenlichte unter öfterem Neuersatz des Wassers ausgesetzt gewesen waren, Schleimfäden vom Lichte weg von 20—170 μ Länge gemessen wurden.

Dieselbe Art der horizontalen Fortbewegung beobachtete ich ohne Zusammenhang mit dem Lichte auch bei Closterium acerosum, welches sich nach KLEBS auch überschlagen soll.

Ein exceptionelles Verhalten in gewisser Hinsicht zeigte nun den bisherigen Formen gegenüber Closterium moniliferum in der kleinen, aus dem botanischen Garten stammenden Varietät; nicht etwa weil es keine Beeinflussung durch das Licht hätte erkennen lassen, sondern weil es, um mit STRASBURGER zu reden, auf eine außerordentlich geringe Lichtintensität „gestimmt" war. Vorauszuschicken wäre, daß ich entgegen den STAHL'schen Beobachtungen mit einer einzigen zweifelhaften Ausnahme keinen anderen Bewegungsmodus sowohl nach dem Lichte hin als von demselben weg habe konstatieren können als das besprochene Überschlagen. In bezug auf die Lichtstimmung war nun merkwürdig, daß Closterium moniliferum nicht allein im Sonnenlichte, sondern schon im hellen diffusen Tageslichte negativ phototaktisch war. Erst bei ganz schwacher Beleuchtung konnte ich Bewegung nach der Lichtquelle hin konstatieren.

Die Thatsache gewinnt um so mehr an Bedeutung, als die von mir beobachteten großen Varietäten derselben Species vollkommen indifferent gegen Lichteinfall und -stärke waren. Es ist mir deshalb wahrscheinlich, daß ein guter Teil der Lichtscheue des kleinen Closteriums an der Behandlung des Materiales gelegen hat, welches, wie oben gesagt, immer wenig stark beleuchtet gewesen war, daß also vielleicht ein ähnlicher Einfluß der Geburtsstätte, wie ihn STRASBURGER (l. c.) für Schwärmsporen und neuerdings SERGIUS WINOGRADSKY (Botan. Zeitg. 1887: Über Schwefelbakterien) für Beggiatoen fand, auch für Desmidiaceen gilt. Es würden sich damit vielleicht manche Differenzen in den Beobachtungen von STAHL, KLEBS und mir erklären lassen. Es widerspricht allerdings dieser Annahme zur Erklärung des sonderbaren Verhaltens von Cl. monil. oder läßt sie wenigstens als unzureichend erscheinen, daß das in denselben Kulturen gezogene Closterium acerosum fast gar nicht gegen Licht reagierte. Ich habe im ganzen die Erfahrung gemacht, daß sich Desmidiaceen am besten in schwachem Lichte kultivieren lassen. Von Cl. monilife-

rum habe ich nur entfernt vom Fenster Schleimkegel mit Algen auf der Oberfläche des Schlammes ziehen können.

Wenn von Cl. moniliferum eine außerordentlich große Empfindlichkeit gegen starkes Licht zu beobachten war, so zeigten nachstehende Formen das gerade gegenteilige Verhalten. Bei keiner Lichtstärke fand ich sie negativ phototaktisch. Es sind im ganzen Formen, bei denen auch die positive Lichtwärtsbewegung schwer konstatiert werden konnte; sie sind demnach wahrscheinlich überhaupt wenig lichtempfindlich. Es gehören hierher zunächst die zum Formenkreis des Cl. striatolum zu rechnenden Individuen, welche bei starkem Licht Kreisen des freien Endes oder Rutschbewegungen nach allen Richtungen zeigten. Allerdings waren die Bewegungen im ganzen träge. Dagegen bewies sich das kleine, stark gekrümmte Cl. parvulum als ungemein lebendig. Es überschlug sich z. B. in 5 Minuten 4 mal, aber ohne eine bestimmte Direktion einzuhalten. Endlich sind hierher zu rechnen Micrasterias Rotata und truncata, die bei jeder Beleuchtungsstärke sich senkrecht auf Gallertfäden erheben, wie nach Klebs auch Closterium didymotocum thun soll, von dem mir nur kurze Zeit üppig vegetierendes Material zur Verfügung stand, so daß ich mich selbst nicht zur Genüge von seinem Verhalten habe überzeugen können.

Blicken wir jetzt auf das Verhalten der Algen gegen starkes Licht zurück, so hat sich ergeben, daß eine ganze Reihe von Desmidiaceen bei starker Beleuchtung negativ phototaktisch sind. Stahl hatte angegeben, daß durch dieses Verhalten die Desmidiaceen, auf welche längere Zeit fortdauernde starke Beleuchtung entschieden nachteilig wirkt, wie man in Objektträgerpräparaten oder auch an größeren Gefäßen, in welchen große Erwärmung des Wassers ausgeschlossen ist, sehr leicht beobachten kann, diesem schädlichen Einflusse entgehen, indem sie sich in das Substrat verkriechen. Klebs konnte diese Angabe natürlich nicht bestätigen, da er keine negativ phototaktischen Species vor sich hatte. Ich habe mich von der biologischen Bedeutung, welche das Empfindungsvermögen für starkes Licht hat, dadurch überzeugt, daß ich Kulturen, welche mit Gallertkegeln gegen starke Beleuchtung empfindlicher Desmidiaceen bedeckt waren, in die Sonne stellte. Es verschwand daselbst der grüne Bezug auf der Oberfläche in weniger als 1 Stunde; die Algen verkrochen sich offenbar in den Schlamm, denn daß die Erscheinung nicht eben auf ein Absterben derselben zurückzuführen war, folgt daraus, daß sich bei Entfer-

nung aus der Sonne das vorherige Aussehen der Kultur innerhalb eines halben Tages wiederherstellte. Das Resultat war entsprechend ein anderes bei den oben als nicht reagierend gekennzeichneten Species.

Schwerkraft- und Substratwirkung: Der eben geschilderte Versuch beweist uns zugleich, daß unter dem Einflusse von starkem Lichte ein Wandern der Desmidiac. in Richtung der Schwerkraft stattfinden kann. Daß aber andererseits auch schwache Beleuchtung eine Bewegung nach unten, also entgegen der Schwerkraftwirkung, hervorzurufen imstande ist, beweist folgender Versuch.

Auf der Lichtwand eines kleinen Kulturgefäßes hatten sich Massen von Pleurotaenium nodulosum, Pl. coron., Cl. striatolum, Cosmarium Botrytis und Micrasterias rotata angeheftet. Es wurden nun mit einem Pinsel von dieser Wand sämtliche Desmidiaceen entfernt mit Ausnahme derer, welche auf einem kleinen markierten Flecken saßen. Das die losgelösten Algen enthaltende Wasser wurde weggegossen und durch neues ersetzt. Hierauf wurde das Gefäß so mit undurchsichtigem Papier umhüllt und so aufgestellt, daß nur Licht durch den Boden eindringen konnte. Nach 24 Stunden waren allen anderen voran die Pleurotänien über die untere Marke hinaus dem Lichte entgegengegangen, während die Closterien und Cosmarien erst am 2. Tage eine merkliche Fortbewegung nach unten zeigten. Nach Verlauf von 3 Tagen waren auch die Micrasterien etwas vorgerückt, während die anderen Desmidiac. meist schon den von der untern Marke 2 cm entfernten Boden des Gefäßes erreicht hatten.

Die von Klebs angeregte Frage nach dem Vorhandensein von Geotaxie bei den Desmidiaceen kann ich leider nicht endgültig entscheiden. Die zahlreichen nach dieser Richtung hin angestellten Experimente ergaben ein höchst unsicheres Resultat. Ich habe im Dunkeln nie ein Emporsteigen der Algen an senkrechten Wänden erhalten können. Die Desmidiaceen fielen in der Regel von den Glasplatten, auf denen sie sich festgesetzt hatten, bei dem für reine Resultate erforderlichen Wasserwechsel, wenn nicht gleich, so doch immer herab, ehe ein endgültiges Urtheil gefällt werden konnte. Ich muß es also glücklicheren Experimentatoren überlassen, zu prüfen, ob in dem beobachteten Emporsteigen der Desmidiaceen neben der Lichtwirkung zugleich eine Schwerkraftswirkung zu erblicken ist. Denn daß das Licht überhaupt mitwirkt, leuchtet ja von vornherein ein und wird z. B. auch durch nachstehendes Experiment gezeigt.

Zwei demselben Hauptgefäße entnommene Kulturen von Micrasterias Rotata standen neben einander am Fenster. Die eine war allseitig diffus beleuchtet, die andere erhielt nur Licht von oben. In beiden Gefäßen saßen bei Beginn des Versuches Algen auf den reichlich darin befindlichen Moosstämmchen und -Ästen nach allen Seiten gleichmäßig abstrahlend. Nach Verlauf mehrerer Tage jedoch waren die Schleimfäden der Algen im zweiten Gefäß, soweit sie nach oben, also dem Lichte entgegen gingen, etwa von doppelter Länge wie die im ersten Gefäß und die in anderer Richtung stehenden. Es ist kein anderer Grund für diese Verlängerung einzusehen, als das Bestreben, sich dem Lichte zu nähern.

Freilich ist gerade bei Micrasterias Rota zu bemerken, daß bei ihr vor allem die „Substratwirkung", wie Klebs sie annimmt, in den Vordergrund tritt und daß diese Form also auch in dieser Hinsicht dem von Klebs untersuchten Clost. didymotocum an die Seite zu stellen ist.

Lediglich durch die Lage des Substrates scheint auch die Aufrichtung, welche man bei den Kettenformen der Desmidiaceen beobachtet, bedingt zu sein. Von diesen Algen habe ich nie eine Bewegung sehen können, wie schon oben bemerkt wurde, und doch scheint die Ansammlung derselben an erhöhten Punkten unbedingt für solche zu sprechen. Ob der Erhebungswinkel deshalb in dem von Klebs oder in dem von mir gegebenen Sinne als „Eigenwinkel" zu deuten ist, lasse ich dahingestellt. Für alle anderen Desmidiaceenformen, welche ich untersuchte, ist bezüglich ihres Verhaltens gegen das Substrat nichts Besonderes zu bemerken.

Anfügen möchte ich hier noch, daß die Stücke zerfallener Spirogyra- und Zygnemafäden häufig eine ähnliche Aufrichtung über das Substrat zeigten, wie sie die Desmidiaceen erkennen lassen. Wie sie zustande kommt und ob sich an sie vielleicht auch eine Ortsveränderung anschließen kann, weiß ich nicht. Festgehalten werden die aufgerichteten Stücke wie die Desmidiaceen durch minimale Gallertausscheidungen. Schließlich mache ich noch darauf aufmerksam, daß auch die von de Bary beschriebene Eremosphaerea viridis Ortsveränderung, wenngleich außerordentlich langsam, in der bei den Desmidiaceen so allgemein verbreiteten Art und Weise mittelst Gallertfadens zeigen kann. Ich beobachtete in Verbindung mit ihr senkrecht zum Substrat stehende Gallertfäden, die denen der Cosmarien vollkommen gleichen.

Die Bewegung im Allgemeinen: Im Anschluß an die geschilderten Beobachtungen möchte ich mir noch einige Bemerkungen zu den Bewegungsformen der Desmidiaceen erlauben.

Allen gemeinsam ist, wie Klebs zuerst erkannt hat, die Absonderung einer Gallerte während der Ortsveränderung. Letztere ist gleichsam das Bewegungsorgan. Es sind nun alle Desmidien wenigstens an den zwei Enden der längsten Achse fähig, solche Gallerte abzuscheiden, wie ich aus zahlreichen Beobachtungen folgere, die an aus Gallertklümpchen heraushängenden und sich schließlich davon loslösenden Individuen gemacht worden sind. Nun pflegen aber im engsten Zusammenhange mit der Gestalt gerade oder wenig gekrümmte Formen bei der Fortbewegung immer nur an einem Ende die Gallerte auszuscheiden und nur bei Ungleichheiten des Substrates einen Wechsel eintreten zu lassen. Das scheint mir eben durch die Gestalt der Alge bedingt. Wenn eine solche gerade Form sich auf ebenem Substrate überschlagen wollte, würde sie immer erst, um einen Wechsel der Enden zu ermöglichen, mit der ganzen Länge platt aufliegen müssen, und ein Aufrichten aus dieser Stellung wird immer, zumal aber bei Formen mit Gallerthülle, infolge der Anheftung mit Schwierigkeiten verknüpft sein. Solche fallen dagegen hinweg bei den stark gekrümmten Closterienformen, welche deshalb auch vorzüglich das Überschlagen zeigen, welches den Vorteil eines weit geringeren Gallertverbrauches hat. Bei Formen wie Cosmarium, Euastrum, Staurastrum tritt auch bei horizontaler Fortbewegung das Rutschen in Richtung der längsten Achse, als mit der äußern Gestalt am besten zu vereinbaren, hervor. Dasselbe zeigt auch Micrasterias rotata, doch kommt bei ihr noch eine interessante Bewegungsform hinzu. Man sieht nämlich, wie das Rädchen sich auf seinem scharfen Rande zu drehen vermag, soweit, daß selbst das andere Ende des Mittelfeldes den Boden berührt; es rollt also gleichsam. Freilich bleibt dabei die Gallertausscheidung immer auf dasselbe Ende des Mittelfeldes beschränkt, sie schreitet nicht von Zähnchen zu Zähnchen fort. Doch sieht man auch hier einen Zusammenhang zwischen äußerer Gestalt und Bewegungsform. Derselbe scheint mir ausgesprochen genug zu sein, um aus der ersteren auf die letztere direkt schließen zu lassen.

Ich würde nach allen meinen Erfahrungen die Bewegungsarten der Desmidiaceen nicht wie Klebs in vier Typen, sondern in zwei gliedern, nämlich

1) Gallertabscheidung konstant an einem Ende, Typus 1 u. 2 von Klebs und

2) Gallertabscheidung abwechselnd an beiden Enden der längsten Achse: Typus 3 u. 4 von Klebs.

Was Klebs als Typus 1 u. 2 trennt, ist ganz dieselbe Bewegungsform; der Gallertfaden ist in beiden Fällen vollkommen gleich, nur einmal bei der horizontalen Entfernung vom Licht dem Substrat angeheftet, das andere Mal unter Einfluß der Substratwirkung senkrecht zu demselben erhoben. Typus 3 u. 4 unterscheiden sich deshalb nicht, weil 4 eigentlich nur ein infolge zu geringer Anregung durch äussere Agentien unterbleibendes Überschlagen ist. Es ist dieselbe Bewegungsform wie 3 nur nicht im Dienste einer bestimmten Richtkraft verwandt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Jena im Jahre 1886 und 1887 angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Leiter dieses Institutes, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. E. Stahl für die Anregung, welche er mir gegeben hat, und für das Interesse, welches er der Anfertigung und Abfassung dieser Arbeit entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Jena, im Januar 1888.

Über einen Fall von hereditärer Polydaktylie mit gleichzeitig erblicher Zahnanomalie.

Von

Dr. Julius Fackenheim,
prakt. Arzt in Eisenach.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Eine eigentümliche Kombination von ererbten Anomalien, die ich in der Freiburger Poliklinik zu beobachten Gelegenheit hatte, bietet uns die Familie des Arbeiters Friedrich Heizler [1]). Bei einer Betrachtung der Kinder desselben, von denen mehrere auf der einen Seite mit einer Überzahl von Fingern und Zehen gesegnet sind, auf der andern einen auffallenden Mangel in der Dentition zeigen, könnte man daran denken, daß hier ein Organ zum direkten Nachteil eines anderen ausgebildet sei, wenn es nicht geradezu wunderbar erscheinen würde, daß ein zum Leben notwendiges Organ mangelhaft und zum Ersatz desselben ein mehr als unnötiges in hinderlicher Weise ausgebildet wäre; denn der 6. und gar der 7. Finger sind für die betreffenden Individuen durchaus unbequem, und die sechsten Zehen sind doch auch zum mindesten zwecklos. — Es ist dies ein Zeichen dafür, daß im Naturhaushalte außer den praktischen, im Kampf ums Dasein erworbenen und für denselben ausgebildeten und vervollkommneten Organen hier und dort noch Anomalien vorkommen, welche als unnütz, ja als nachteilig zu bezeichnen sind. — In diesem Sinne haben wir auch die vorliegende Polydaktylie, sowie die Zahnanomalie aufzufassen. — Sollte nun das „Zuviel" auf der einen durch ein „Zuwenig" auf der andern Seite ausgeglichen sein? Der

1) Verhandlungen der Sektion für Kinderheilkunde auf der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden vom 18. bis 26. Sept. 1887. Referat von Prof. Thomas, Freiburg i./Br.

Unterschied der Organe würde diese Frage, wenn uns auch keine Anamnese zu Gebote stehen würde, auffallend erscheinen lassen.

Wenn der Mangel an Zähnen praktisch durch eine Überzahl von Fingern und Zehen ersetzt würde, dann hätten wir hier allerdings einen Fall von den in der Natur häufiger vorkommenden Erscheinungen, daß ein Organ für ein anderes, mangelhafter ausgebildetes — besser ausgestattet ist, um jenes zu ersetzen. Hiervon ist jedoch in unseren Fällen keine Rede, und wir finden — wie schon angedeutet — die Bestätigung in der Anamnese.

Allerdings zeigen sich bei mit Polydaktylie behafteten Individuen oft auch andere Mißbildungen, wie wir bei der Besprechung der einzelnen Fälle sehen werden — ebenso wie sich auch bei Monstrositäten nebensächlich oft Polydaktylie findet; aber auch ein unserm Falle ähnlicher, der von A. MITCHEL [1]) erwähnt wird und bei welchem ebenfalls eine Komplikation von Polydaktylie mit „Zahnunregelmäßigkeiten“, allerdings nur als nebensächliche Erscheinung, beschrieben wird — ist wohl als ebenso zufälliges Zusammentreffen verschiedener Abnormitäten zu deuten. Noch drei derartigen Fällen werden wir in unserer Arbeit begegnen, die von GEOFFROY ST. HILAIRE und FRORIEP berichtet werden, und deren letzter von uns selbst noch beobachtet wurde.

Fälle von Überzahl an Fingern und Zehen sind ja an sich nicht selten und die Litteratur ist äußerst ergiebig in der Erwähnung solcher Erscheinungen, der Betrachtung der Entstehungsursache und den verschiedensten Theorien über dieselbe. Aber mit Ausnahme des erwähnten Falles von erblicher Überzahl von Fingern und Zehen mit gleichzeitig bestehender erblicher Unregelmäßigkeit im Zahnsystem ist kein gleicher Fall in der Litteratur zu finden, und schon in dieser Hinsicht ist unser Fall interessant. Lehrreich erscheint er uns außerdem wegen der ausgesprochenen Erblichkeit beider Anomalien, die uns durch die durchaus zuverlässigen Mitteilungen der Eltern verbürgt und bewiesen wird.

Nach ihren Angaben haben wir die Genealogie der Familie aufgestellt, die wir näher betrachten wollen. Daran anschließend lassen wir eine Übersicht über homologe Fälle folgen, die wir aus der Litteratur, soweit sie uns zugänglich war, zusammengestellt haben, geben dann die bestehenden Theorien über die Entstehung und Vererbung unserer Mißbildung, um am Schluß noch näher

---

1) A. MITCHELL, Case of hereditary Polydactylism. Med. Times and Gaz. July 25., 1863.

auf die Zahnanomalie einzugehen, die ein ganz besonderes Interesse beansprucht.

Wir schicken noch voraus, daß keinerlei Blutsverwandtschaft zwischen den Vorfahren, noch irgend welche erbliche Beanlagung zu Krankheiten besteht. Väterlicher wie mütterlicher Seite stammt die Familie von gesunden Ahnen vom badischen Schwarzwald. — Der Vater, Friedrich Heizler, 40 J. a., Cementarbeiter — führt die in seiner Familie erbliche und von ihm auf die Kinder übertragene Polydaktylie mit Bestimmtheit auf seine ältesten Urahnen zurück und ist imstande, genaue Angaben über die Vererbung von seiner Großmutter ab zu machen. Er behauptet, daß sich die Polydaktylie stets nur in der weiblichen Linie vererbt habe, und daß er das erste männliche Glied seiner Familie sei, das die Polydaktylie zeige und auch auf seine Kinder männlichen Geschlechts vererbe.

Die Mutter, Mathilde, geb. Feser, 38 J. a. — Ehefrau des Friedrich Heizler — von welcher die Zahnanomalie vererbt wird, kann dieselbe mit Gewißheit nur auf ihre Mutter zurückführen, glaubt jedoch angeben zu können, daß schon deren Vorfahren dergleichen Anomalien zeigten.

Betrachten wir also zunächst den Stammbaum der mit Polydaktylie behafteten Familie, welcher der Friedrich Heizler entstammt.

![1]) Maria Schweizer in Fischbach †
5 Kinder:

1. Anton	2. Joseph	3. Juditha	4. Julianne	5. Adolf
Ø	Ø	Ø	!	Ø

(4. Julianne) verh. mit Johann Heizler
5 Kinder:

1. totgeb. Tochter	2. Johann	3. Friedrich	4. Anton	5. Andreas
!	Ø	!	!	Ø

(4. Anton:) 1. Tochter Ø
2. Tochter !

(3. Friedrich) verh. mit Mathilde Feser
6 Kinder:

1. Frieda	2. Friedrich	3. Adolf †	4. Mathilde	5. Elsa	6. August
14 J. a.	10 J. a.	(† 2 J. 8 Mon. a.)	5 J. a.	3 J. a.	geb. 13. Aug. 1887.
!	!	Ø	Ø	Ø	!

1) Bei ! besteht Polydaktylie; bei Ø nicht.

Maria Schweizer, die Urgroßmutter, hatte je 6 Finger und je 6 Zehen, vererbte dies nur auf ihre Tochter Julianne, während die übrigen Kinder, sowie deren Nachkommen, frei blieben.

Julianne, verheiratet mit Johann Heizler, die Großmutter, übertrug die ererbte Polydaktylie auf drei ihrer Kinder: 1. totgeborene Tochter, 2. Friedrich Heizler, dessen Familie wir hier beobachten, und 3. Anton Heizler, während Johann und Andreas, die beiden anderen Söhne, die Anomalie nicht zeigten. Letzterer ist unverheiratet; die 4 Kinder des Johann sind normal. Anton Heizler, verheiratet in Basel, hat je 6 Finger und je 6 Zehen; von seinen 2 Töchtern hat nur die jüngere diese Mißbildung ererbt.

Friedrich Heizler, der Vater, hat je 6 Finger resp. Zehen; von seinen 6 Kindern sind 3 mit gleicher Anomalie behaftet: Frieda, Friedrich und August; die beiden ersteren sind in ihrer frühesten Jugend durch operative Behandlung von ihrem 6. Finger befreit worden, der letztere soll demnächst operiert werden.

Frieda, die älteste Tochter, 14 Jahre alt, hat an der rechten Hand und dem linken Fuß je 6 Finger resp. Zehen; Friedrich am rechten Fuß und beiden Händen; August an beiden Händen und beiden Füßen. — Wir haben die Mißbildungen dieser 3 Kinder photographisch aufnehmen lassen und verweisen auf die Figuren. — (Figur I—III.)

Die Kinder sind im übrigen gesund und wohlgebildet bis auf die Zahnanomalie, welche später zur Besprechung kommen wird. Nur Mathilde zeigt rhachitische Verkrümmungen an den Tibien.

Der Vater, Friedrich Heizler, läßt an der Ulnarseite beider Hände in der Gegend des Metacarpo-Phalangealgelenks je eine kaum bemerkbare Narbe erkennen, welche von der operativen Entfernung der überzähligen sechsten Finger herrührt. Bei ihm fällt — ebenso wie bei seinen mit der Überzahl behafteten Kindern — die Größe des „kleinen" (5.) Fingers auf. An den Füßen hat er je 6 wohlgebildete Zehen, von denen die 5. und 6. rechts durch eine „Schwimmhaut" verwachsen sind. Im übrigen ist er ein kräftiger, gesunder Arbeiter.

Die älteste Tochter, Frieda Heizler, $14^1/_2$ Jahre alt [1]), ein sonst kräftig entwickeltes Mädchen, hat an der rechten Hand, an deren Ulnarrande, ebenfalls der Stelle des Metacarpo-Phalangealgelenkes entsprechend — eine kaum haselnußgroße Vorwölbung,

1) Vgl. Figur I und II.

auf deren Höhe sich eine gerade verlaufende Narbe befindet. Es ist dies die Stelle des operativen Eingriffes, welcher in frühester Jugend zur Entfernung des überzähligen Fingers gemacht wurde. An ihrem linken Fuße sehen wir eine kleine, vollständig ausgebildete, mit Nagel versehene, überzählige (6.) Zehe, die mit der 5. bis zur Nagelwurzel verwachsen ist. Die anatomischen Verhältnisse scheinen den übrigen normalen Zehen gleich zu sein. Ein seitlicher Knochenvorsprung hinter der Endphalange der überzähligen Zehe läßt noch die Anlage einer 7. Zehe vermuten. Im übrigen läßt sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob die 6. oder die 5. Zehe die überzählige ist. — Dies Mädchen ist zugleich die Vertreterin der Zahnanomalie, über welche wir später sprechen werden.

Friedrich Heizler, 10 Jahre alt[1]), der Bruder der vorigen, hat an der rechten Hand im untern Drittel des 5. Metacarpalknochens an dessen Ulnarseite einen sich spitzwinklig vom Knochen abzweigenden und von diesem ausgehenden knöchernen Auswuchs,



Figur I.

auf dessen Spitze noch ein auf derselben bewegliches, etwa erbsengroßes Knöchelchen aufsitzt. Es ist dies der nach der Operation wieder nachgewachsene überzählige Finger, der sich seit einigen Jahren stark vergrößert haben soll, so daß er dem Knaben — besonders beim Schreiben — hinderlich ist. — Die linke Hand zeigt an der entsprechenden Stelle in Weichteile eingehüllt einen

1) Vgl. Figur I und II.



Figur II.

etwa halbbohnengroßen knöchernen Körper, der ebenfalls ein Überbleibsel des operierten überzähligen Fingers ist. Hier ist weder eine gelenkige Verbindung, noch irgend welche Verwachsung mit dem Metacarpus nachzuweisen. — Am rechten Fuß bemerken wir die gleiche Überzahl an Zehen; die 5. und 6. Zehe sind verwachsen und die 5. scheint die eigentliche überzählige zu sein. Dieselbe steht vollständig in der Reihe der übrigen Zehen und ist mit diesen beweglich — ebenso wie bei der Schwester. Auch er hat die Zahnanomalie.

Das jüngste Kind, August Heizler, geb. 13. August 1887 [1]), zeigt die Polydaktylie an Händen und Füßen am vollständigsten. Die überzähligen Finger gehen ebenfalls von der Gelenkgegend des Metacarpus zu den Phalangen aus. Es sind mit Nägeln versehene Fortsätze, die fingerähnlich an einem ziemlich breiten Stiel hängen. Sie scheinen keine selbständige Bewegungsfähigkeit zu besitzen. Der 5. Finger der linken Hand hat eine erste Phalange,





Figur III.

1) Vgl. Figur III.

an welche sich dann 2 weitere, parallel verlaufende Phalangen anreihen, so daß der Finger aus 2 unvollkommenen Fingern zusammengewachsen erscheint, da er auch 2 getrennte Nägel besitzt. Daher macht die Hand den Eindruck, als seien 2 überzählige Finger vorhanden. An beiden Füßen haben wir je 6 vollständig normal ausgebildete Zehen, deren Überzahl nur bei genauem Nachzählen auffällt. Es läßt sich nicht sicher erkennen, welches die eigentlich überzähligen Zehen sind, da alle 6 den gleichen symmetrischen Bau zeigen. — Das Kind ist im übrigen normal und wird demnächst von seinen überzähligen Fingern befreit werden. — Die Mutter glaubt begründeten Verdacht haben zu müssen, daß auch dies Kind die Zahnanomalie zeigen wird.

Wir haben hier also bei den kurz geschilderten Kindern einen Fall von vollständig symmetrischer Vererbung einer von irgend einem Atavus überkommenen Mißbildung, die sich früher — wohl zufällig — nur in der weiblichen Linie fortgeerbt haben soll, jetzt aber auch auf die männlichen Individuen übertragen ist. — Auffallend ist die nur unmittelbare Vererbung, wie wir sie aus der Stammtafel erfahren. War ein Individuum frei von der Mißbildung, dann sind auch dessen Kinder und Kindeskinder frei geblieben; in keinem Falle hat die Anomalie eine Generation übersprungen, um bei der folgenden wieder aufzutreten. — Ferner ist wohl auch die Symmetrie der Vererbung interessant, der Umstand, daß stets die überzähligen Finger an der gleichen Stelle auftreten und nicht bei dem einen vielleicht ein überzähliger Daumen, beim andern ein überzähliger kleiner Finger zu finden ist. Dafür, daß die überzähligen Finger „kleine" Finger sind, scheint mir auch der Umstand zu sprechen, daß die nach der Operation übrig gebliebenen normalen (5.) „kleinen" Finger — wie schon erwähnt — für „kleine" Finger zu groß erscheinen, was sich auch schon beim Betrachten der photographierten Hände bemerkbar macht.

Gleiche und ähnliche Fälle sind übrigens zahlreich in der Litteratur aufgeführt; bei einer Übersicht über dieselben, die wir jetzt folgen lassen, werden wir wiederholt Gelegenheit nehmen, auf unseren Fall zurückzukommen.

Eine „Zusammenstellung veröffentlichter Fälle von Polydaktylie mit 6 Fingern an der Hand und 6 Zehen an dem Fuße; Beschreibung zweier neuer Fälle von Duplicität des Daumens, von Dr. Wenzel Gruber, Professor der Anatomie, 15. Okt. 1870" liegt mir im Original [1]) vor und wurde von mir benutzt.

1) Bulletin de l'Academie etc. de St. Pétersbourg, Tome XV. S. 459 ff.

Betrachten wir zunächst die Überzahl von Fingern an einer resp. beiden Händen, so führt GRUBER in seiner Schrift Fälle aus ältesten Zeiten an. C. Plinius II.[1]) erwähnt drei solcher Fälle, SAVIARD ein Mädchen mit überzähligem Daumen, MORAND 4 Fälle von überzähligen kleinen Fingern, OBERTEUFFER 6 Fälle mit überzähligem Daumen, ebenso BREMER 1 Fall.

J. FR. MECKEL[2]) beobachtete einen Fall, in welchem das aus Haut und Fett bestehende Rudiment mit dem normalen 5. Finger nur durch die Haut zusammenhing. Der normale Finger war dreimal so groß als das Rudiment. Dann erwähnt MECKEL weiter einen von ihm beobachteten und einen anderen Fall von OBERTEUFFER, bei welchem die Phalangen, die in den überzähligen Fingern sich befanden, in gewöhnlicher Zahl vorhanden, aber — wie auch in unserem Falle — „nicht mit dem normalen Finger eingelenkt waren". MECKEL erwähnt in seiner Abhandlung, auf die wir später noch zurückkommen werden, noch von anderen beobachtete Fälle.

VAN DERBACH[3]) bespricht einen Fall von Überzahl und partieller Syndaktylie mit ausgesprochener Erblichkeit bei einer Familie, von der er 40 Mitglieder untersucht hat. Die Familie ist im ganzen Lande wegen ihrer Deformität bekannt unter dem Namen Los-Pedagos.

PERCY et LAURENT[4]) erwähnen einen Fall von doppeltem Daumen,

WILLIGENS[5]) erbliche Überzähligkeit an beiden Händen,

HECKING[6]) 2 Fälle bei Neugeborenen mit überzähligen kleinen Fingern,

HEUSSNER[7]) einen erblichen Fall von überzähligem kleinen Finger.

---

1) Die folgenden Fälle sind alle aus der genannten Schrift von GRUBER citiert.

2) Handbuch der patholog. Anatomie von J. FR. MECKEL, II, 1, p. 35. Leipzig 1816.

3) Extrait d'un mémoire d'une famille espagnole de la commune de San Martine de Vadeclesia dans la montagne de Guadarrama. — Recueil de mémoires de méd. chir. et de pharm. mil. Tome V, Paris 1818, p. 176. (GR.)

4) Dict. des sc. méd., Tome 44, Paris 1820. Polydaktylie, p. 142, Fig. 1. (GR.)

5) HUFLAND's Journ., Bd. 58, St. 5, Berlin 1824, S. 121. (GR.)

6) Daselbst, S. 122. (GR.)

7) Generalber. des K. rhein. Med.-Coll. a. d. J. 1827. Coblenz 1830. Fol. S. 147. (GR.)

Kopstadt[1]) führt 2 Fälle an, bei denen sich die Überzahl an Fingern von der Großmutter mit Übergehung der Eltern auf die Enkel übertragen hat, was bei dem von uns beobachteten Falle bisher noch nicht vorgekommen ist.

Busch[2]) erwähnt 3 Fälle, von denen der eine noch mit mißgebildetem Ohre und Nabelbruch behaftet war.

Guencau de Mussy[3]) doppelten Daumen;

A. W. Otto[4]) 11 Fälle, wobei mehrere mit ausgesprochener Erblichkeit.

Weiter führt Gruber einen Fall[5]) an, der ein neugeborenes Kind mit Hasenscharte, Wolfsrachen, 6 Fingern an jeder Hand betrifft, und einen anderen mit doppeltem Daumen.

Doepp[6]) führt 6 Fälle von Polydaktylie bei 3 Männern und 3 Frauen auf.

Einen weiteren Fall von Überzahl mit Erblichkeit führt Bronn[7]) an;

W. Lange (Jungmann)[8]) 3 Fälle;

L. Nagel[9]) 1 Fall von überzähligem Daumen. — Auch ein Arzt[10]) ist als mit erblicher Polydaktylie behaftet verzeichnet, der die Mißbildung von seinen Großeltern mit Überspringung seiner Eltern geerbt hatte.

Béchet[11]) einen überzähligen kleinen Finger bei einem dreijährigen Kinde, das an jeder Hand 6 Finger trug. Derselbe war

---

1) Generalber. des K. rhein. Med.-Coll. a. d. J. 1834. Coblenz 1837, S. 219. (Gr.)

2) Ber. der geburtsh. Klin. in Berlin 1829—35, 1836—41, 1842—47. Neue Zeitschr. f. Gebk., Bd. 5, Berlin 1837, Bd. 28, 1850. Monatsschr. f. Gebk. u. Frkrh., Bd. 4, Berlin 1854. (Gr.)

3) Bull. de la soc. anat. de Paris, Ann. 13, 1838. (Gr.)

4) Monstrorum 600 descr. anat. Vratislaviae 1841. Fol. p. 267 bis 269. (Gr.)

5) Museum anat. caes. acad. med.-chirurg. Vilnensis. Wilnae 1842. 4. (Gr.)

6) Verm. Abhandl. a. d. Gebiete der Heilk. v. e. Gesellsch. pr. Ärzte in Petersburg. 6. Samml. St. Petersburg 1842. (Gr.)

7) Handb. der Geschichte der Natur. II. Bd. Stuttgart 1843.

8) Ber. über die geburtsh. Klin. in Prag 1842—44. Prager Vierteljahresschrift f. prakt. Heilk., Bd. 7, 1845. (Gr.)

9) Journ. f. Chirurgie u. Augenheilk., Bd. 36. Berlin 1847. Chirurg. Beobachtungen, No. 4, 5, 511. (Gr.)

10) Bull. de la soc. anat. de Paris, ann. 24, 1849, p. 311. (Gr.)

11) Béchet, Doit supernuméraire. Bull. de la soc. anat., p. 247. (Canstatt's Jahresber. 1852, IV., 12.)

an der 1. Phalanx des kleinen Fingers durch eine seine 1. Phalanx ersetzende häutige Fortsetzung befestigt;

Bouteiller [1]) beschrieb 2 Fälle von doppeltem Daumen der einen Hand bei erwachsenen und sonst wohlgebildeten Individuen;

Cazeaux [2]) bei einem neugeborenen Kinde (männl.) einen rudimentären überzähligen 6. Finger der rechten Hand und einen vollständig ausgebildeten links;

Lorrain [3]) überzähligen Daumen beim Neugeborenen, ebenso Ohm [4]).

Martinez y Molina [5]) beobachtet bei einem Zwilling ein Mädchen mit 6 Fingern, das andere mit 6 Fingern und 6 Zehen jederseits;

G. Joseph [6]) einen überzähligen Daumen;

Grenser [7]) einen überzähligen kleinen Finger;

Gruber [8]) mehrere doppelte Daumen;

Dixon [9]) überzählige kleine Finger bei einem Manne, bei dessen Vater, der väterlichen Großmutter und einem Kinde einer Tochter — ausgesprochene Erblichkeit;

Carolis [10]) beschreibt einen Fall von erblicher Poly- und gleichzeitiger Syndaktylie, beobachtet bei einem Kinde, das häutige Verwachsungen an den Fingern und Zehen und an der linken

1) Bouteiller, Main présentant un pouce supernuméraire. Ibid., p. 197, 231. (Canst. Jahresber. ibid.)

2) Existence d'un doigt supernuméraire. — Comptes rendus des séances de la soc. de biologie, Ann. 1850, Paris 1851, p. 15. (Gr.)

3) Ibid., ann. 1852, Paris 1853, p. 38. (Gr.)

4) Deutsche Klinik, Berlin 1854, S. 265. (Gr.)

5) El Siglo medico 1855, p. 187. Gaz. hébdom., Tom. II, No. 42, Paris 1855, 4 °, p. 758. (Gr.)

6) Bericht a. d. chir. u. augenärztl. Polikl. in Breslau. A. Günsburg's Zeitschrift VIII. in Mediz. Jahrb., Bd. 95, 1857, p. 213.

7) Jahrb. der Entbindungsanstalt in Dresden. — Monatsschrift für Geburtskunde und Frauenkrankh., Bd. 19, 1862, S. 224, Bd. 25, 1865, S. 151, Bd. 12, Berlin 1858, S. 473. (Gr.)

8) Mißbildungen, 1. Sammlung. — Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, Sér. VII, Tom. II, No. 2. — Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. kl. Med., Bd. 32, Berlin 1865, S. 223, Taf. V, Fig. 4 und 5. — Anat. Miszellen No. III. Zur Duplizität des Daumens. — Österr. Zeitschr. f. prakt. Heilk., Wien 1865, No. 37. (Gr.)

9) Polydaktylie. Gaz. méd. de Paris, No. 7, 1861. (Canst. Jahresb. 1861, IV, 3 ff.)

10) Gaz. med. ital. Stati Sardi, No. 47, 1860. (Canst. Jahresb. 1861, IV, 3 ff.)

Hand einen überzähligen kleinen Finger zeigte; bei der Mutter dieses Kindes, bei deren Schwestern und deren Kindern und endlich bei der Großmutter fanden sich, mehr oder weniger ausgebildet, ähnliche Verhältnisse;

GOYRAND [1]) bei einem 8monatlichen Kinde einen supernumerären Daumen.

ROERBERG [2]) fand bei einem neugeborenen Kinde an der linken Hand 7 Finger, von denen 2 auf den Metacarpusknochen des 4. und 2 auf denen des 5. Fingers saßen; an der rechten Hand 6 Finger, der überzählige saß auf dem Metacarpusknochen des 5. Fingers. Am linken Fuß fanden sich 6 Zehen, die überzählige auf dem Metacarpusknochen der kleinen Zehe. Die Mutter hatte 11 Kinder geboren, von denen zwei 6 Finger an jeder Hand hatten. Ein Bruder des Vaters hatte ebenfalls 2 Kinder mit 6 Fingern an jeder Hand.

BIRNBAUM [3]) erwähnt 4 Fälle: 1) 2 Daumen, 2) an der linken Hand überzähligen Finger, rechts bloß ein Stiel; 3) einen überzähligen kleinen Finger an einer Hand, und 4) an beiden Händen;

BROCA [4]) überzähligen Daumen; ebenso PRESTAT [5]).

Long Island college Hospital [6]) ein Fall von Überzahl mit Erblichkeit. Ein überzähliger kleiner Finger mit normalem Bau. Mit derselben Deformität waren behaftet: von den 3 früheren Kindern der Eltern ein Kind an einer Hand, ein anderes an beiden Händen, die Mutter der Kinder an der rechten Hand, die mütterliche Großmutter an jeder Hand, die Urgroßmutter, der Vater der Urgroßmutter, der Bruder der Großmutter, dessen Neffe, der Vater des operirten Kindes.

---

1) Bull. de la soc. de Chirurgie de Paris. Séance 10. Oct. 1860. Sér. 2, Tome 1, p. 545. (GR.)

2) Journ. f. Kinderkrankh., Bd. 35, p. 426.

3) Bericht über die Hebammenanstalt in Trier 1854—1860; in Köln 1860—63. — Monatsschr. f. Geburtsk. u. Frauenkrankh., Bd. 16, Berlin 1860, S. 467, Bd. 25 (Supplementheft), 1865, S. 292. (GR.)

4) Bull. de la soc. de Chirurgie de Paris, Sér. 2, Tom. I, 1861, p. 544. (GR.)

5) Bull. de la soc. de Chirurgie de Paris, Séance 10. Oct. 1860, Sér. 2, Tom. I, 1861, p. 544.

6) Charleston med. journ. a review. Nov. 1860. L'Union méd. Nouv. Sér. Tom. XI, Paris 1861, 8°, p. 400. (GR.)

A. FOERSTER[1]), 1) Hand mit 6 Fingern, der 6. Finger stellt sich als gestieltes Anhängsel des kleinen Fingers dar; 2) die beiden Hände eines cyklopischen Fötus, beide sechsfingerig, Präparat der pathologischen Sammlung in Göttingen; 3) Hand mit 7 Fingern; 4) Skelett einer rechten Hand mit 6 Fingern; 5) Skelett einer linken (ders. Person) Hand mit 6 Fingern.

Musée Dupuytren[2]) 5 Fälle: 2 doppelte Daumen, 3 doppelte kleine Finger;

L. GAILLARD[3]) supernumerärer Daumen bei einem 21jährigen Jüngling.

RICHET[4]): überzähliger Daumen der linken Hand, wohlgebildet, artikuliert mit dem 1. Metacarpalknochen, konnte gebeugt und gestreckt werden; die Muskeln des Daumenballens inserierten nicht an ihm, sondern er erhielt durch Bifurkation der Sehnen des rechten Daumens eine Flexions- und eine Extensionssehne.

Aus dem Wiener „Gebär- und Findelhaus“[5]) werden 17 Fälle berichtet: 3mal supernumerärer linker Daumen, 1mal am Matacarpale artikulierend, 2mal häutig mit dem normalen verwachsen; 11mal supernumerärer kleiner Finger; 3mal beiderseits (an einer Hand gelenkig, übrigens häutig verbunden), 1mal rechts, 2mal links, 5mal einseitig (an einer Hand nur häutig mit dem normalen kleinen Finger verbunden); 3mal häutige Appendices am kleinen Finger jeder Seite.

F. HOWITZ[6]) 5 Fälle. Der 6. Finger hing an dem Ulnarrande der Hand an einem Stiele (sehr häufig), hatte 2—3 Gelenke. Bei einem Knaben mit 6 Fingern an beiden Händen war das 2 Finger tragende Metacarpale V unten in 2 Äste geteilt. Der Vater und Großvater hatten dieselbe Mißbildung. — Erblichkeit!

---

1) Die Mißbildungen des Menschen, Jena 1861, 4°, S. 43, Taf. VIII, Fig. 22 ff.

2) CH. HOUEL. — Manuel d'anat. pathol. contenant la description et le catalogue du Musée Dupuytren. Édit. 2. Paris 1862, 8°, p. 830, No. 15—19. (GR.)

3) Note sur les doigts surnuméraires. — Mém. de la soc. de biologie, Ann. 1861, Paris 1862, p. 325.

4) Gaz. des hôp. 44, 1861. (Canst. Jahresber. 1861, IV, 3 f.)

5) Ärztl. Bericht v. 1861, 63, 65, 67. Wien 1863, S. 273. 1864, S. 10, 16. 1866, S. 122, 124. 1868, S. 131. (GR.)

6) Beitr. z. Kenntnis d. Krankh. d. Neugeb. a. d. Ber. über die Gebär- u. Pflegeanstalt in Kopenhagen. Ausz. a. d. Hosp.-Tidende, No. 32, 33, 34, 1862. In: Journal f. Kinderkrankh., Bd. 40, Erlangen 1863, S. 378.

Poppel (Hecker)[1]) 1) Knabe mit überzähligem 6. Finger, 2) Mädchen mit doppeltem Daumen.

Boulian[2]) erwähnt eine Jüdin, 17 J. alt, mit doppeltem Daumen;

Vidal[3]) eine 20jährige Cochinchinesin mit ebenfalls doppeltem Daumen;

Musée Vrolik[4]): 1) doppelten Daumen der linken, 2) der rechten Hand, 3) überzähligen kleinen Finger bei einem cyklopischen Kinde.

Cooper[5]) berichtet über einen Mann, dem er einen überzähligen Finger amputiert hat, dessen 3 Kinder die gleiche Mißbildung zeigten. — Erblichkeit!

Cloquet[6]): 5—6mal 6. überzähliger Finger, 1mal doppelter Daumen — sonst kleiner Finger.

Tarnier[7]) erwähnt 1 Fall von Polydaktylie.

Guyon[8]): Kind mit Polydaktylie. Am inneren Rand der linken Hand im Niveau der 5. Metacarpo-Phalangealverbindung dünner, violett gefärbter, 0,012 m langer Anhang, der von einem harten, abgeplatteten Tumor von der Farbe der Haut und dem Volumen einer Nuß begrenzt war und an einer Stelle eine unregelmäßige strahlenförmige Impression zeigte. An der andern Hand befand sich ein ähnlicher, jedoch nur hanfkorngroßer Tumor.

Blot[9]) supernumerärer Daumen;

---

1) Bericht der geburtshilfl. Klinik in München 1861—63, 1863—65. Monatsschr. f. Geburtsk. u. Frauenkrankh., Bd. 24, Berlin 1864, S. 151, Bd. 28, 1886, S. 312. (Gr.)

2) Recueil de mém. de méd., de chir. et de pharm. milit., Sér. 3, Tom. 13, Paris 1865, p. 67. 2 Fig. (Gr.)

3) Note explicative sur un pouce double d'Annamite, dessiné à Saigon (Cochinchine), 1864, p. 71. Daselbst, Fig. (Gr.)

4) Catalogue de la collection d'Anatomie humaine comparée et pathologique de Ger. et W. Vrolik par J. L. Dusseau. Amsterdam 1865, 8°, p. 457, No. 517 (14), 519 (16), 520 (17). (Gr.)

5) Verhandl. d. med.-chir. Gesellsch. in London. In: Journ. f. Kinderkrankh., Bd. 47, Erlangen 1866, S. 366 f.

6) Bull. de la soc. de Chir. de Paris, Séance 8. Nov. 1865, Tome VI, Paris 1866, p. 487. (Gr.)

7) Daselbst. (Gr.)

8) Gaz. hébdom., No. 1, 1866, p. 13. (Canst. Jahrb., 1866, I, 166.

9) Bull. de la soc. de Chir. de Paris. Séance 8. Nov. 1865, Sér. 2, Tome VI, 1866, p. 487. (Gr.)

Giraldés [3]) ebenfalls;

Farge [2]) citiert eine Familie Cady, in welcher er die Erblichkeit der Polydaktylie nachweist. Die väterliche Großmutter hatte 4 Daumen. Der Vater hatte statt der Daumen Finger mit 3 Phalangen. Von seinen 6 Kindern hatten: ein Knabe, der starb, normale Hände, ein Knabe einen supernumerären Daumen an der linken Hand, zwei Knaben und eine Tochter, wie der Vater, keinen Daumen, aber statt dieses dreigliedrige Finger, und endlich der letzte Knabe ein rudimentäres, einen Vorsprung unter der Haut bildendes Metacarpale des Daumens und noch 5 Metacarpalia und 5 dreigliederige Finger. Von letzteren war der 1. der supernumeräre, der 2.—5. analog denselben der Norm.

Billroth [3]), bei 4 Knaben und 3 Mädchen im Alter von 4 Monaten bis 1½ Jahren; 6mal einseitig, 1mal beiderseitig — ein doppelter Daumen.

Leisrink [4]), Polydaktylie an beiden Händen eines neugeborenen Kindes.

Im Wiener Museum [5]) 3 Fälle von 6 Fingern.

Geoffroy St. Hilaire [6]) erwähnt die Anna de Boulen mit einer supernumerären Mamma, einem Zahn außer der Reihe und 6 Fingern an jeder Hand.

Liégey [7]) exstirpirte bei einem sonst gesunden Kinde je einen überzähligen Finger an beiden Händen, der nach außen und etwas nach hinten vom kleinen Finger entspringend, mit diesem einen gemeinsamen Metakarpalknochen hatte. Ebenso entfernte L. die analog inserierten überzähligen Zehen. Der Vater des Kindes zeigte an der r. Hand, entspringend vom 5. Metakarpalknochen,

---

1) Bull. de la soc. de Chir. de Paris. Séance 29. Nov. 1865, Sér. 2, Tome VI, 1866, p. 506. (Gr.)

2) Polydactylie. Ectrodactylie concomitante. Gaz. hébdom. de méd. et de chir. Sér. 2, Tom. III, 1866, Janv. No. 4, p. 61.

3) Chirurg. Erfahrungen. Missbildungen. — Archiv f. klin. Chir. Bd. 10. Berlin 1869. S. 653. (Gr.)

4) Beitr. zur Lehre von der Scleroderm. adultor. namentlich in Bezug auf die Verwandtschaft zur Elephantasis Arabum. Deutsche Klinik S. 56. (Gr.)

5) J. Hyrtl, Vergangenheit und Gegenwart des Museums für menschl. Anat. an der Wiener Univ. Wien 1869. 8°. S. 224. V. A. Nr. 210—212. (Gr.)

6) Op. cit. Tom. I. p. 683. (Gr.)

7) Variétés pathologiques. Journ. de méd. de Bruxelles. Avril p. 324. 1866. (Canst. Jahresber.) 1867. I. 269.

einen sehr kleinen, die Bewegungen der Hand in keiner Weise beeinträchtigenden Auswuchs.

WATSON[1]) entfernte einen an der Ulnarseite der mittleren Phalanx des kleinen Fingers aufsitzenden $^3/_4$ Zoll langen überzähligen Finger bei einem 11jährigen Mädchen.

Eine Anekdote über einen Fall von Polydaktylie, dessen Unwahrscheinlichkeit auf der Hand liegt, erzählt MIDDLETON[2]): Eine Negerin, Mutter von mehreren Schwarzen, wird von einem Weißen geschwängert; das Kind, ein kleiner Mulatte, wurde mit 6 Fingern geboren, die er von seinem — unbeteiligten Vater ererbt hatte.

HEDENIUS[3]) erwähnt ein Monstrum, das einen überzähligen 5. Finger an jeder Hand zeigt, der jedoch nur eine Phalanx enthält und mittelst einer dünnen Hautbrücke mit der 1. Phalanx des normalen 5. Fingers verbunden ist.

CH. BELL[4]) erwähnt ein vorzeitig geborenes Kind mit 6 Fingern an jeder Hand; das Kind starb am Tag nach der Geburt. Erblichkeit nachgewiesen.

MICHALSKI[5]): Die überzähligen Finger von der Länge einer Phalanx hatten ihren Sitz an der Ulnarseite der kleinen Finger jederseits in der Höhe der Artikulation der 1. und 2. Phalanx.

LEBOUCQ, H.[6]), beschreibt eine männliche Hand mit breitem, deutlich mit 2 Knochen versehenen Daumen und noch 2 Fingern.

CARRÉ[7]) beobachtete einen merkwürdigen Fall von überzähligen Fingern, wo zugleich an dem betreffenden Vorderarm ein doppelter Radius vorhanden war.

---

1) Specimen of a supernumerary finger. Transact of the pathol. Soc. XVIII. 281 p. (Canst. J. B. 1868, I. 176.)

2) MIDDLETON, MICHEL, Cases of malformation etc. American. Journ. of med. Sc. Jan. 1868. p. 69. (Canst. J. B. 1868. I. 176.)

3) HEDENIUS, ein weibl. Hydrocephalus, Schistoprosopos, Catarakt an beiden Augen, überzähl. Finger. Upsala Läkarefoer. Förh. Bd. 4 p. 459. 1868. (Canst. J. B. 1869, I. 177.)

4) Case of excess of extremities. Edinb. med. Journ. July 1870. p. 87. (Canst. J. B. I. 298.)

5) Doigts surnuméraires du bord cubital des deux mains. Ablation. Guérison. Gaz. des hôp. Nr. 82. (Canst. J. B. 1871. II. 319 ff.)

6) Description anat. d'une monstrosité de la main. Annal. de la soc. de méd. de Gand. Mars 1879. (Canst. J. B. 1879. I. 257.

7) Séance publ. de la soc. royale de Méd. Chir. et Pharm. de Toulouse, tenue le 11. Mai 1837. Toulouse 1837. 138. S. 8. 17. Mai 1838. 182. S. 8. (SCHMIDT's Jahrb. Bd. 28. 136 p.)

Gruber[1]) berichtet noch über 2 weitere Fälle von überzähligem Daumen; 1 Fall von doppeltem rechtem Daumen eigentümlicher Form, die Daumen durch Syndaktilie vereinigt und einen 2. Fall von doppeltem rechtem Daumen, die Daumen von einander geschieden.

Gigon[2]) erwähnt einen Fall von Polydaktylie bei einem kleinen Mädchen – stilartige Ansätze am Ulnarrand des 5. Finger- und Mittelhandgelenkes, die er als überzählige Finger im Beginne der Formation ansah. Trélat berichtet bei dieser Gelegenheit über eine Familie mit erblicher Polydaktylie. — In einer späteren Sitzung zeigt Giraldès einen Gypsabguß von der Hand eines 5 Monate alten Kindes, an welcher sich 8 ganz deutliche und vollständige Finger befanden.

Ich schließe noch 2 weitere Fälle an, die mir noch nachträglich zu Gesichte kamen. — Der erste betrifft einen zehnjährigen Knaben (in Großlupnitz bei Eisenach), welcher anstatt der Endphalange des rechten Daumens 2 fast rechtwinklig nach der Ulnarseite hin gewachsene, durch eine Schwimmhaut verbundene Phalangen zeigt, deren jede mit einem Nagel versehen ist. Jedwede Erblichkeit fehlt. —

Der 2. Fall[3]), weit interessanter als dieser, zeigt uns einen hohen Grad der Vollkommenheit. Die rechte Hand des Knaben ist durch einen doppelten Daumen — sit venia verbo — vervollständigt; denn die überzähligen Phalangen sind dem Knaben nicht allein in keiner Weise hinderlich, sondern befähigen denselben sogar zu Manipulationen, die uns fünffigerigen Menschenkindern versagt sind. Der Knabe, Robert Niller, 12 Jahr alt, in Eisenach, stammt aus gesunder Familie von normal gebildeten Eltern. Die Mutter giebt an, daß sie sich im 2/3. Monat ihrer Schwangerschaft „versehen“ habe; der Anblick eines großen Krebses, der an einem Hause angeschlagen war, habe sie außerordentlich erschreckt und ihr momentan die Besinnung geraubt. Ihrer Niederkunft habe sie mit mancherlei Befürchtungen entgegen gesehen und geahnt, „daß etwas nicht in Ordnung sei“; die Geburt verlief schwer und wurde durch die Zange bewerkstelligt. Die Befürchtungen trafen ein — der Knabe wurde mit

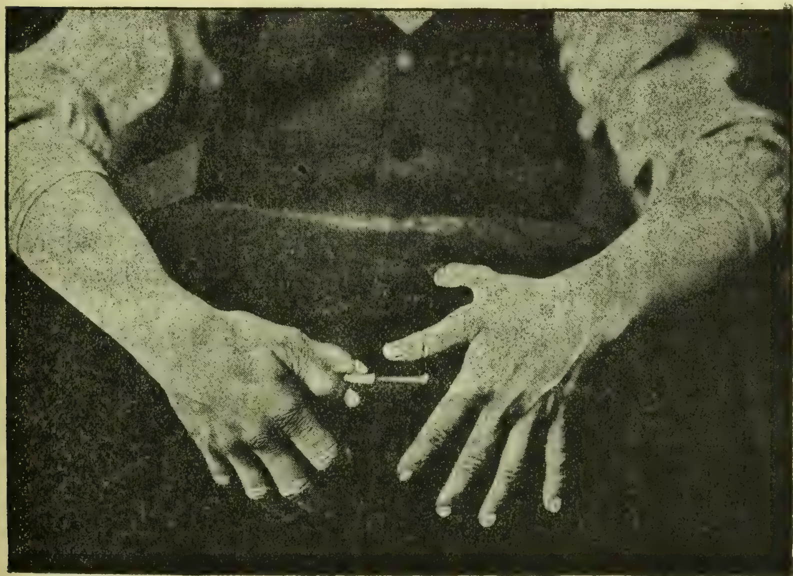
1) Bull. de l'Acad. Impér. des Sc. de St. Pétersbourg. Tome XV. 1871. p. 481 ff.

2) Journal f. Kinderkrankh. Bd. 51. 395 p.

3) S. Figur IV.

je 6 Fingern an jeder Hand geboren; die Daumen der rechten Hand zeigen den Typus der Krebsscheere. Die beiden Endphalangen des Daumens der rechten Hand sind geteilt, die vorletzten Phalangen sind durch eine Schwimmhaut verwachsen, die letzten vollständig getrennt und jede mit einem wohlausgebildeten Nagel versehen. Die Beweglichkeit beider entspricht der des normalen Daumens und ist durch den Umstand noch vervollkommnet, daß es dem Knaben möglich ist, die beiden Daumen gegeneinander zu bewegen und Gegenstände (Bleistifte, Federhalter etc.) mit denselben zu fassen und zwischen ihnen festzuhalten. (S. Abbildung.)

Die linke Hand hat einen spitz-winklig auf der Außenseite des normalen Daumens aufsitzenden überzähligen Daumen, der etwas dünn, nach innen bogenförmig gekrümmt und mit einem Nagel versehen ist, aber keine selbständige Beweglichkeit besitzt.



Figur IV.

Er entspringt neben der Basis der 1. Phalange des Daumens an der Ulnarseite und macht ganz den Eindruck eines rudimentären Organs im Gegensatz zu der andern Hand. Trotzdem ist dieser überzählige Finger dem Knaben ebenfalls in keiner Weise hinderlich. Auffallend ist es noch, daß dieser Knabe — ebenso wie die

in Freiburg von uns beobachteten Kinder — eine Zahnanomalie zeigt, insofern als der rechte Eckzahn außer der Reihe — am vorderen Rande der Alveole aufsitzt. So haben wir Veranlassung zu der Erage, ob nicht doch die Polydaktylie mit Zahnanomalien in irgend welchem Zusammenhang steht, der bisher übersehen wurde. Weitere Beobachtungen würden uns Aufschluß über diese Frage verschaffen!

Mit dieser Zusammenstellung von Überzahl der Finger wollen wir uns begnügen, ohne behaupten zu wollen, daß dieselbe Anspruch auf Vollständigkeit hat. — Ein Überblick zeigt uns, daß es sich um 157 Fälle handelt, die Fälle mit Erblichkeit durch mehrere Generationen einer Familie einfach gezählt. Wir finden unter diesen Fällen einige mit ausgesprochener Erblichkeit, andere sporadisch auftretend; weiter die Polydaktylie verbunden mit anderen Mißbildungen. Wir sahen das Auftreten überzähliger kleiner Finger sowie der Daumen. Interessant ist das Auftreten der Mißbildung in dem einen Fall von Zwillingen. Bei mehreren Fällen fanden wir neben der Polydaktylie noch Syndaktylie. Der kleine Finger, der etwas häufiger in Überzahl vorkommt, als der Daumen, war meist ein Rudiment, jedenfalls stets weniger ausgebildet, als die überzähligen Daumen.

Wenden wir uns nun der Betrachtung von Fällen überzähliger Zehen zu, so werden wir bald sehen, daß diese ungleich seltener für sich allein ohne gleichzeitige Vermehrung der Finger — beobachtet worden sind.

Morand [1]) zeigt 1 Fall von 6 Zehen mit 6 Metatarsalia bei einem Erwachsenen;

Oberteufer [2]) 2 Fälle: Ein Mädchen mit 2 kleinen Zehen und einen Knaben mit 2 großen Zehen.

J. Fr. Meckel [3]) berichtet über 2 Fälle von überzähliger kleiner 6. Zehe. Fälle von 7 Zehen citiert Meckel, von Valleriola, Plater, Kerkring, J. des savans, ebendaselbst 8, 9 selbst 10 Zehen an einem Fuß.

Busch [4]) bei einem kleinen Kinde eine überzählige kleine Zehe;

Otto [5]) 2 Fälle: 1. 2 mal doppelte große Zehe neben anderen Deformitäten bestehend, 2. bei einem Manne 6 Zehen am rechten Fuß.

---

1) 2) 3) J. Fr. Meckel, Handb. der patholog. Anatomie. II. 1. S. 36 ff.

4) Gruber, Bull. de l'acad. imp. des Sc. de St. Petersburg. Tome 15, p. 470.

5) Daselbst.

Doepp[1]) 3 Fälle: 2 Knaben und 1 Mädchen mit je 6 Zehen an jedem Fuße.

Ein amerikan. Arzt[2]) berichtet über 3 Fälle in einer Familie mit Erblichkeit von Überzahl der Finger; 2 männliche und ein weibliches Mitglied hatten an jedem Fuße 6 Zehen.

Joseph[3]) bei einem kleinen Mädchen supernumeräre große Zehe;

Luzcinsky[4]) kleines Kind mit 6 Zehen am linken Fuße;

Agatz[5]) doppelte große Zehe an einem accessorischen Fuß;

Schmerbach[6]) einen gleichen Fall;

Musée Vrolik[7]) einen linken Fuß mit doppelter kleiner Zehe und den Gypsabguß eines monströsen Fußes mit 6 teilweise vereinigten Zehen.

Odier et Chantreuil[8]): an beiden Füßen 6 Zehen, 5 Metatarsalia.

Wachs[9]) erzählt einen Fall von Hemeralopie bei einer Kreißenden, deren Kind an jedem Fuß 6 Zehen hatte, ein Erbstück vom Vater; die Finger waren teilweise verwachsen.

Gust. Richelot[10]); eine rudimentäre große Zehe ohne Nagel bei einem 21jährigen Individuum; R. u. L.

Wiener Museum[11]): eine große Zehe mit doppelter Endphalange; 1 Fuß mit supernumerärer Zehe zwischen der 4. und 5. Zehe.

---

1) Gruber, Bull. de l'acad. imp. des Sc. de St. Petersburg. Tome 15, pag. 470.

2) cfr. Gruber, p. 470. (Journ. de St. Petersburg.)

3) (Daselbst.) Schmidt's Jahrb. 95, 213.

4) Journal für Kinderkrankheiten. Bd. 33. Erlangen 1859. S. 424.

5) Vgl. S. 352, 8.

6) Würzburger med. Zeitschrift Bd. 1. 1860. S. 369. (Gr.)

7) Vgl. S. 355, 4.

8) „Uterus bifide; imperforation d'un des vagins à son extrémité vulvaire; kyste de la trompe du même côté; petite orifice de communication entre les deux vagins au niveau de leurs extrémités utérines; polydactylie, péritonite." Gaz. med. de Paris 1866. Nr. 40. p. 652. (Gr.)

9) Bilder a. d. geburtshülfl. Praxis; von Dr. Wachs in Wittenberg. (Mon.-Schr. f. Geburtsk. XXX. 1 p. 14. Juli 1867. (Schm. Jahrb. Bd. 135 p. 306.)

10) „Polydaktylie incomplète du pied gauche". L'Union méd. Sér. 3. Tom. VI. Paris 1868. 8°, No. 23 p. 289. (Canst. Jahresber. 1868. I. 176.)

11) Gruber, Bull. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Petersburg, Tome XV. p. 471, 83.

Johnson[1]) beobachtet ein 6 jähr. Mädchen: L. Fuß mit 4 überzähligen Zehen, von denen je 2 verwachsen am I. Metakarpalknochen artikulierten, während am II. außer der normalen 2. Zehe noch eine andere artikulierte, so daß 5 Zehen am II.—V. und 4 am I. Metakarpalknochen saßen. Die übrigen Zehen haben zusammen nur 6 Phalangen, und zwar haben die beiden inneren Zehen deren je 2 nach dem Typus der großen Zehe gebaut; die ersten Phalangen sind unten durch eine knöcherne Masse verbunden, oben aber getrennt. Die 4 Nägel sind gesondert.

Bartholomae, C.[2]): Am linken Fuße eines 15jährigen Mädchens fand sich Polydaktylie. Der 1. Metatarsalknochen trug 2 Zehen mit gemeinsamer Bedeckung, aber doppeltem Nagel, der 2. zwei getrennte Zehen.

Lavokat[3]) hat die Zeichnung, welche einen von Morand 1770 in den Mémoires de l'académie des sciences veröffentlichten Fall eines Mannes betrifft, der 8 Zehen an einem Fuße hatte, näher untersucht und giebt den anatomischen Befund an.

De Bauvais[4]) beschreibt einen 20jährigen Mann mit 6 Zehen an jedem Fuß.

Mason[5]): 14jähriger Knabe: das linke Femur endet in eine kugelige Gelenkfläche mit ungenügender Beweglichkeit; am Fuß (equinovarus) befinden sich 9 Zehen, von denen 8 einen Metatarsus besaßen.

Blasius[6]) bespricht einen „merkwürdigen Fall von Überzahl der Zehen" und deren operative Entfernung.

Fälle von überzähligen Zehen bei Tieren sind ebenfalls beschrieben, z. B. von Gurlt[7]) 6 Fälle bei Pferden, ebenso je 1 Fall von Varnell[8]), Armatage[9]), Adam[10]) u. a.

---

1) Transact. of the path. Soc. vol. 9. pag. 427 (Canst. Jahresber. 1861. IV. 3 ff.).

2) Bericht a. d. chir. Abteilung u. Klinik des Prof. v. Rothmund im allg. Krankenhause München l. d. J. Etatsjahr 1867. Deutsche Klinik No. 24 ff. (Canstatts Jahresber. 1868. II. p. 284).

3) Sur le pied d'homme à huit doigts dit pied de Morand. Compt. rend. LXXVII. No. 19. (Canst. Jahresber. 1873. I. 232.)

4) Observation de Polydaktylie. Gazette des hôpitaux No. 48. (Canst. Jahresber. 1875. I. 342.)

5) Foot with nine toes. Transact. of the pathol. Soc. vol. XXX. (Canst. Jahresber. 1879. I. 259.)

6) Schmidts Jahrb. I. 58 (54). Merkwürdiger Fall von Überzahl der Zehen von Prof. Blasius in Halle.

7) Canstatts Jahresber. 1854 VI. 24.

8) Canstatts Jahresber. 1862 VI. 60.

So haben wir 35 Fälle von überzähligen Zehen. Zum Teil war wiederum Erblichkeit vorhanden, zum Teil bestanden auch andere Abnormitäten; auch Verwachsung von Zehen wurde bebemerkt. Im ganzen ist, wie schon erwähnt, das Bestehen überzähliger Zehen allein seltener als das überzähliger Finger oder überzähliger Finger und Zehen zugleich. Das Geschlecht scheint in keiner Weise maßgebend zu sein, da das Verhältnis zwischen männlichen und weiblichen Individuen fast gleich ist. —

Die Fälle von gleichzeitiger Überzahl von Fingern und Zehen werden von Gruber bis auf die ältesten Zeiten verfolgt. Er beginnt die Aufzählung mit dem denkbar ältesten Fall, indem er einen Riesen aus Arapha [1]) erwähnt, der im Kriege zu Gath fiel, mit 6 Fingern an jeder Hand und 6 Zehen an jedem Fuß.

Thom. Bartholin [2]) führt einen Neger mit 6 Fingern und 6 Zehen an.

Académie des Sciences de Paris [3]) 3 Fälle: 1. bei einem 6 monatlichen Knaben und 2 andere Fälle — ohne Erblichkeit.

Réaumur [4]) berichtet über einen Fall von ausgesprochener Erblichkeit.

De Maupertius (L. Ren.-Moreau) [5]) bespricht einen von der Mutter vererbten Fall.

Morand [6]) erzählt einen Fall, in welchem die Eltern normal, aber von 8 Kindern 2 je 6 Finger und Zehen hatten.

Prückels [7]) kennt 1 Mädchen mit 6 Fingern und 6 Zehen; ebenso Oberteufer einen — früher bereits citierten Fall — mit doppeltem linken Daumen und doppelter rechter großer Zehe.

---

9) Canstatts Jahresber. 1865 VI. 64.
10) Canstatts Jahresber. 1865 VI. 64.

1) II. Sam. Cap. XXI. 20.

2) Acta medica et philosophica Hafniensia. Vol. II. Hafniae 1673. 4⁰. Observat. 32 p. 77. (Gr.)

3) Hist. p. 60 Mém. p. 338. 1743. 4⁰. Hist. p. 77. 1751. 4⁰. (Gr.)

4) Hist. de Acad. roy. des sc. de Paris 1751. 4⁰, p. 77. Morand p. 140—141. (Gr.)

5) Oeuvres. Tom. II. p. 275. Morand p. 141. (Gr.)

6) Morand p. 142. (Gr.)

7) Abhandl. der Acad. d. Naturforscher, T. 9—10. Nürnberg 1761. 4⁰; Wahrn. VIII. 533. (Gr.)

Anthony Carliste [1]) erwähnt eine Familie Colburn mit überzähligen Fingern und Zehen.

J. Fr. Meckel [2]) führt 2 Mädchen mit je 6 Fingern und 6 Zehen auf.

Krüger-Hansen [3]) erbliche Polydaktylie an Fingern und Zehen bei einer Familie Wolter und Ganschow. Ein verheirateter Mann dieser Familie benutzte das Fehlen eines 6. Fingers als Grund zur Ehescheidung.

Sommer [4]) sah einen Arbeiter mit 6 Fingern und 6 Zehen.

Robbe [5]) ein Kind mit überzähligem 6. Finger und 6 Zehe. 2 Finger, die an dem Metakarpale V artikulierten, waren bis zur Endphalange durch Syndaktylie verwachsen und wie eine Krebsscheere gestaltet.

Rheindorf [6]) berichtet über einen Fall von wohlgebildeten 6. Fingern und 6. Zehen;

Oberstadt [7]) über die operative Entfernung der gleichen Anomalien bei einem 8 tägigen Kinde;

Cramer [8]) einen gleichen Fall bei einem Knaben.

Fr. Aug. Ammon [9]) ebenso von einem 6 monatlichen Kinde;

Otto [10]) einen Fall von einem Knaben mit je 6 Fingern und 6 Zehen am rechten Fuß — vom Vater vererbt;

2. bei einem Knaben mit Mißbildungen 6 Finger an der rechten Hand, doppelte große Zehe an jedem Fuß;

3. bei einem 3 Stunden nach der Geburt gestorbenen Knaben

---

1) „An account of a family haring Hands and Feeth with supernumerary Fingers and Toes." Philos. Transact. of the roy. Soc. of London 1814. P. 1. 4°, p. 94. (Gr.)

2) J. Fr. Meckel, Handb. d. pathol. Anat. II, 1 p. 58.

3) „Prakt. Reminiscenzen". Journ. d. Chir. u. Augenheilkunde. Bd. 4, Berlin 1822, S. 528. (Gr.)

4) Reisebemerkungen. No. 6. Ibidem. Bd. 7. Berlin 1825, p. 603. (Gr.)

5) Vice de conformation; doigts et orteils surnuméraires enlevés à un enfant d'un mois. Gaz. des hôp. Tom. VI. Paris 1832, No. 109, p. 448. (Gr.)

6) Generalber. d. k. rhein. Med.-Coll. a. 1830. Coblenz 1833. 8. p. 145. (Gr.)

7) Daselbst p. 146. (Gr.)

8) „Mangel des Anus u. Überfluß an Fingern und Zehen". Wochenschrift f. d. gesamte Heilkunde. Berlin 1834, No. 51, p. 809. (Gr.)

9) Die angeb. chirurg. Krankheiten des Menschen, T. I, Berlin 1839. Fol. S. 100, Tafel 22, Figur 6—9.

10) cfr. S. 351, 4.

mit Mißbildungen, 6 Finger an der linken Hand, 6 Zehen am rechten Fuß;

4. bei einem Mädchen mit Mißbildungen, je 6 Finger und 6 Zehen.

Weiter wird über einen Foetus [1]) mit Hernia cerebri berichtet, daß er die Überzahl an Händen und Füßen gebabt habe.

Doepp [2]) ein Mädchen mit je 6 Fingern und Zehen;

Lange [3]) einen gleichen Fall;

Overgaard [4]) 2 solcher Fälle;

Broca [5]) ein 8 Tage altes Kind mit 6 Zehen an jedem Fuße, 6 Fingern, von denen der 4. und 5. verwachsen waren, an der rechten und 5 Fingern an der linken Hand.

Ein amerikanischer Arzt [6]) berichtet 2 Fälle, über welche vorher gesprochen ist; der eine betrifft ihn selbst.

Bernhardi II [7]) 3 Fälle: bei 1 Mädchen und 2 Knaben je 6 Finger und 6 Zehen;

Streng [8]) 4 Fälle: 3 Kinder mit supernumerären kleinen Fingern und Zehen beiderseits; 1 Kind mit 2 ausgebildeten großen Zehen und 2 Mittelfingern.

Gruber [9]) berichtet über einen mit andern Deformitäten versehenen männlichen Embryo mit je 6 Fingern und Zehen.

Gaillard [10]): Doppelter Daumen an jeder Hand und doppelte große Zehe an jedem Fuße bei einer Familie.

---

1) Descr. Catalogue of the preparations in the Museum of the royal College of Surgeons in Ireland. Vol. I. Dublin 1834. 8°, p. 149.

2) cfr. S. 351, 6.

3) cfr. S. 351, 8.

4) Med. Bemerkungen u. Beobachtungen a. amtl. Ber. dän. Ärzte a. d. Arch. d. dän. Gesundheitskolleg., ausgeg. von Otto in Kopenhagen; Zeitschr. f. d. ges. Medizin, Bd. 32, Hamburg 1846, S. 527.

5) Bull. de la soc. anat. de Paris, ann. 24 (1849). (Gr.)

6) cfr. S. 351, 10.

7) Medic. Zeitung v. Vereine f. Heilkunde in Preufsen. Berlin 1851, 1854, 1856, 1865. (Gr.)

8) Geburtsh. Ber. d. Hebammen in Prag 1852—55. Vierteljahresschr. f. prakt. Heilkunde Bd. 49. Prag 1856, S. 178. (Gr.)

9) Mißbildungen I. Sammlung. — Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII, Tom. II, No. 2. Besond. Abdruck St. Petersbourg 1859, 4°, Art. 1 etc. (Gr.)

10) cfr. S. 354, 3.

Braun (Hecker)[1]) ein Mädchen mit je 6 Fingern und Zehen.

A. Foerster[2]): Monstrum mit 6 Fingern an jeder Hand, 6 Zehen an jedem Fuße; Syndaktylie rechts zwischen 2. bis 5. Zehe.

A. Mitchell[3]) führt einen für uns wichtigen, schon in der Einleitung (S. 1) zitierten Fall an: Ein Mann mit je 6 Fingern und Zehen heiratet eine normale Frau; die 3 Kinder zeigten die Polydaktylie wie der Vater. Das 1. starb früh, die 2. Tochter gebar 2 uneheliche Kinder von verschiedenen Vätern: das eine mit 6 Fingern und Zehen, das andere normal. Das 3. Kind (Sohn) heiratet eine Frau mit 2 unehelichen, normalen Kindern und erzeugt von ihr 7 Kinder; 1. Tochter mit je 6 Fingern und Zehen. 2. Tochter mit je 6 Fingern an der rechten Hand und 6 Zehen an dem rechten Fuße. 3. Sohn mit je 6 Fingern und Zehen. 4. Tochter mit je 6 Fingern an der rechten Hand und 6 Zehen am rechten Fuß. 5. Sohn mit 6 Fingern an jeder Hand und 6 Zehen am l. Fuß. 6. Tochter mit 6 Fingern an einer Hand und 6 Zehen am rechten Fuße. 7. Tochter wie No. 4.

Von den 9 Kindern der 3. Generation leben noch 7 ohne Nachkommen. Sonstige Mißbildungen fanden sich an den Familiengliedern nicht vor, abgesehen von einem ungewöhnlich stark gewölbten Gaumen und von Unregelmäßigkeiten der Zähne! Die meisten Kinder sind jähzornig und mürrisch, alle aber haben einen gesunden Verstand.

Einen hochinteressanten Fall, der wohl ein gründliches Studium verdiente, berichtet Potton[4]). Derselbe bespricht eine Art Endemie von Polydaktylie in einem isolierten Dorfe im Département de l'Isère. Die Heiraten zwischen Consanguines waren häufig. Fast alle Einwohner hatten an jeder Hand 6 Finger und an jedem Fuß 6 Zehen. — Durch bequemeren Verkehr mit benachbarten Ortschaften und dadurch erleichterte Heirat mit nicht Behafteten wurden die überzähligen Finger und Zehen der aus diesen Misch-

---

1) Bericht der geburtsh. Poliklinik in München 1859—1861. Monatsschr. f. Geburtskunde u. Frauenkrankh. Bd. 20, Berlin 1862, S. 320. (Gr.)

2) Würzburger medic. Zeitschr. Bd. 3, 1862, S. 207. (Gr.)

3) „Case of hereditary Polydaktylism". Med. Times and Gaz. July 25, 1863. (Original.)

4) Bull. de la soc. d'anthropologie de Paris, Tom. IV. 1863, 4°, S. 616. (Gr.)

ehen entsprossenen Kinder und Kindeskinder kleiner und kleiner und verschwanden schließlich ganz.

Pravaz [1]) demonstriert 2 Gypsabgüsse überzähliger Finger und Zehen eines Individuums.

Kraus [2]) erwähnt eine Frau mit 6 Fingern und 6 Zehen an Händen resp. Füßen, die die Anomalie auf 2 ihrer Kinder vererbt.

W. Brummerstädt [3]): Neugeborenes Kind mit 6 Fingern und Zehen.

Bei einem Säugling in der Wiener Findelanstalt [4]) supernumeräre Finger nnd Zehen.

Lloyd Roberts [5]) bei einem Monstrum 6 Finger und 6 Zehen.

Aus dem Wiener Museum [6]) 3 Fälle: 1. bei einem normalen Kinde, 2. bei 2. Monstra.

Außer diesen zum großen Teil aus Grubers Schrift zitierten Fällen (Gr.) haben wir noch folgende aufzuführen:

Roerberg [7]) fand bei einem neugeborenen Kinde an der l. Hand 7 Finger, an der rechten 6 Finger, am linken Fuß 6 Zehen. Die Mutter hatte 11 Kinder geboren, von denen 2 je 6 Finger hatten. Ein Bruder der Mutter hatte ebenfalls 2 Kinder mit 6 Fingern an jeder Hand.

Bell [8]) beschreibt ein vorzeitig geborenes Kind mit 6 Fingern an jeder Hand; das Kind starb bald nach der Geburt. Die Mutter giebt an, von 13 Kindern seien 5 im 8. Monat geboren und bald nach der Geburt gestorben; eins davon habe 6 Finger und 6 Zehen gehabt. Auch Vater und Großvater hatten dieselbe Überzahl.

Ein betr. der Erblichkeit in weiblicher Linie unserm Falle homologer wird von M'Kellar [9]) durch 6 Generationen ver-

1) Bull. de la soc. de Chirurgie. Sér: II, Tom. VI, Paris 1866. Séance 29. Nov. 1865. (Gr.)

2) Wiener med. Zeitung, Jahrg. XI. Wien 1866, S. 273, No. 34. (Canst. Jahresber.)

3) Ber. der Zentral-Hebammenanstalt in Rostock. 1866, 8⁰, S. 57. (Gr.)

4) Ärztlicher Bericht 1867, Wien 1868, 8⁰, S. 134. (Gr.)

5) „Two cases of Monstrosity". — Transact. of the obstetrical society of London. Vol. X, London 1869, p. 271. (Gr.)

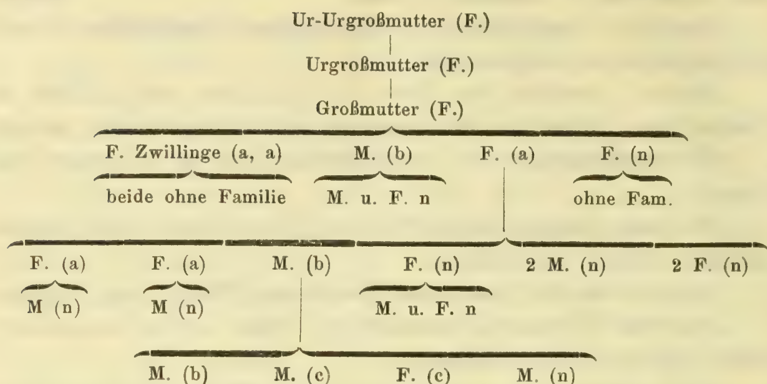
6) S. 224, V, No. 224, S. 264, VI, No. 111, 114. (Gr.)

7) Journ. f. Kinderkrankh. Bd. 35, p. 426. (Original!)

8) Ch. Bell. Case of excess of extremities. Edinb. med. Journ. July 1869, p. 87. (Canst. Jahresb. 1870, I. 298.)

9) Hereditary malformation of extremities. Glasgow med. Journ., May 1869, p. 390. (Daselbst.)

folgt und an einem Stammbaum erläutert, den wir hier geben wollen:



a = Verdoppelung beider Daumen und großen Zehen.
b = „ „ Daumen.
c = „ eines Daumens.
n = normal.
F. = weiblich.
M. = männlich.

Lesenne [1]): Kind mit je 6 Fingern und Zehen aus einer Familie, von deren übrigen 4 Kindern noch 3 dieselbe Abnormität zeigten, die auch bei der Großmutter bestand. Die Zehen waren vollständig ausgebildet, die Finger 1 cm lange, mit rudimentären Nägeln versehene Anhängsel am Metakarpo-Phalangealgelenk des 5. Fingers.

Gressot [2]) überzähliger Finger an beiden Händen neben dem kleinen Finger, überzählige kleine Zehe ebenfalls doppelseitig bei einem totgeb. Kinde.

Aabel, A. [3]): Ein Arbeiter, der mit seiner Cousine verheiratet ist, hatte mit ihr im ganzen 10 Kinder, von denen 2 früh gestorben sind. 4 Kinder hatten 6 Zehen an jedem Fuße und 6 Finger an jeder Hand. 3 Kinder leiden — wie der Vater und ein Bruder desselben — an Strabismus; 2 der Söhne, die überzählige Finger haben, sind Idioten. 3 jetzt gestorbene Verwandte des Mannes und der Frau hatten je 12 Finger und 12 Zehen. „Spedalskhed“ kommt in der Familie auch vor.

---

1) Gaz. des hôp. No. 95. (Canst. Jahresber. 1872, I, 172.)
2) Lyon. médical No. 12. (Canst. Jahresber. 1870, I, 297.)
3) Aabel, A., Flere medfödte Feil i samme slögt. Nordsk. Magazin f. Lägevidenskaben, R. 3, Bd. 3, p. 75. (Canst. Jahresber. 1873, II, 10.)

Lenglen [1]) berichtet über eine Familie mit erblicher Polydaktylie: Ururgroßvater 6 Finger und 6 Zehen; Urgroßvater normal; Großvater 6 Zehen und Syndaktylie zwischen Mittel- und Ringfinger jederseits; Vater 6 Finger und 6 Zehen. Von 6 Kindern 3 Knaben und 1 Mädchen normal, 1 Tochter hat rechts zusammengewachsene Daumen, links Verwachsung des Ring- und Mittelfingers; eine andere Tochter je 6 Finger und Zehen, welche wieder unter 5 Kindern 4 normale und 1 Knaben mit je 2 Daumen hat, welche verwachsen und über die Radialseite der Hand gekrümmt sind.

Hagenbach, E. [2]), zitiert einen Fall: ein 14tägiges Mädchen mit je einem überzähligen Daumen und 5. Finger, sowie großer und 5. Zehe. Die großen Zehen wohlgebildet, in Oppositionsstellung zu den übrigen. Die Daumen mit den normalen verwachsen, die 5. Zehe links ebenso; die andere und die beiden 5. Finger rudimentär — ohne Erblichkeit.

Lucas, Cl. [3]): Durch 5 Generationen durchgeführte Zusammenstellung von einer Familie, in welcher überzählige Finger und Zehen erblich waren. — Von der Urgroßmutter (mütterlicher Seite) auf die Großmutter, Mutter und deren Sohn übertragen, dessen Kinder L. beobachtet. Von 80 Nachkommen der Urgroßmutter sind 24 behaftet. Umstehend folgt der Stammbaum dieser Familie, der wohl von hohem Interesse ist, — nach dem Original.

Wir kommen später noch auf diesen hochinteressanten und genau studierten Fall zurück.

Auch Fürst [4]) giebt uns eine Genealogie, welche die Heredität und die steigernde Exzeßbildung von überzähligen Fingern und Zehen beleuchtet:

Vater und Mutter normal

Tochter: Rudimente eines 6. Fingers an jeder Hand

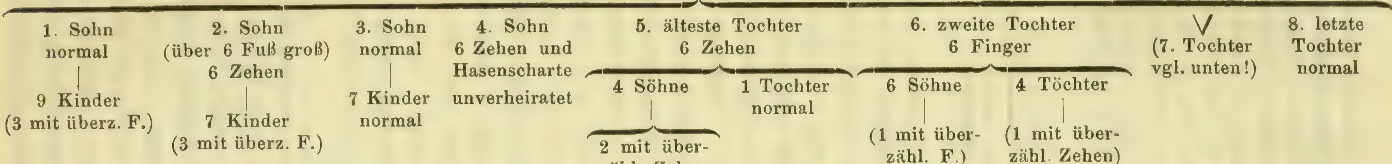
1. Sohn mit 6 Fingern an jeder Hand	2. Sohn mit 6 Fingern an jeder Hand und 6 Zehen an jedem Fuß.

1) Lenglen (vétérinaire à Arras). Sur la polydactylie héréditaire. (Canst. Jahresb. 1877, I, 267.)

2) Hagenbach, E., Zur Kasuistik der angeb. Mißbildungen von Fingern und Zehen. Jahrb. f. Kinderheilkunde, XIV, S. 234.

3) Lucas, Cl., On a remarcable instance of hereditary (polydactylie) tendency to the production of supernumerary digits. St. Guy's Hosp. Reports, London 1881, XXV, p. 417.

4) Fürst, C. M., Aerftlig öfvertallighet af Fingrar ag Taer med stegrad Excessbildung. Nordiskt med. Arkiv XIII. No. 28, p. 11, III. (Canst. Jahresb. 1881, I, 283.)



Urgroßmutter (6 Zehen an jedem Fuß)
8 Kinder:

1. Sohn	2. Sohn	3. Sohn	4. Sohn	5. älteste Tochter	6. zweite Tochter	7. Tochter	8. letzte Tochter
normal	(über 6 Fuß groß) 6 Zehen	normal	6 Zehen und Hasenscharte	6 Zehen	6 Finger	(7. Tochter vgl. unten!)	normal
9 Kinder (3 mit überz. F.)	7 Kinder (3 mit überz. F.)	7 Kinder normal	unverheiratet	4 Söhne (2 mit überzähl. Zehen); 1 Tochter normal	6 Söhne (1 mit überzähl. F.); 4 Töchter (1 mit überzähl. Zehen)		

7. Tochter
(Großmutter der Patienten des Cl. Lucas)
6 Finger
7 Kinder:

1. Tochter	2. Sohn	3. Sohn	4. Tochter	5. Sohn (Vater der Patienten des L).	6. Sohn	7. Sohn
1 überz. F.	6 + 7 Zehen 5 Finger und 1 Daumen an jeder Hand	normal	normal	6 + 7 Zehen durch Membran verwachsen 5 Finger + 1 Daumen an einer Hand	normal	normal
keine Kinder	5 Kinder: 3 Söhne mit 6 Fingern 1 Sohn u. 1 Tochter normal	12 Kinder normal	keine Kinder	5 Kinder: 1 Sohn: Hasenscharte Wolfsrachen Membran zwischen 1. und 2. Zehe; 3 Kinder normal; 5. Kind: 5 F. u. 1 Daumen an jeder Hand 6 Zehen an jedem Fuß	3 Kinder normal	1 Tochter normal

BILLOT[1]) giebt eine Reihe von Defekten und Verdoppelungen an Fingern und Zehen an, die bei 3 Geschwistern und deren Großcousin beobachtet wurden.

HOLMGREN, F.[2]): Die Stammtafel einer Familie mit erblicher Mißbildung (?) der Zehen und Finger, umfaßt 40 Personen, unter welchen 32,5 pCt. mit Mißbildungen; von diesen waren männlich 34,77 pCt., weiblich 29,41 pCt.

Zahlreiche Beobachtungen von Verdoppelungen, Defekten, Verbildungen und Verwachsungen der Finger und Zehen giebt PAULICKY[3]).

Einen sporadischen Fall ohne Erblichkeit berichtet CRAMER[4]) von einem Kinde mit Mangel des Anus und Überfluß von Fingern und Zehen.

SCHEIDHAUER[5]) erwähnt einen Fall überzähliger Finger und Zehen bei einer ganzen Familie: Thom. Copsey, 19 J. a., hat L. 7, R. 6 Zehen, 14 Finger, von denen mehrere verwachsen sind. Seine 5 Brüder und 4 Schwestern haben je 6 Finger und 6 Zehen. Ebenso Mutter, Onkel mütterl. Seite (ohne Nachkommen) und mütterl. Großvater.

LISFRANC[6]) stellt einen Menschen vor mit überzähligen Fingern und Zehen, dessen Vater und Schwester an jedem Fuß 6 Zehen hatten.

BRUDI[7]) berichtet über einen Kanonier, der auf der großen Zehe des linken Fußes eine Geschwulst hat, die sich bei näherer Untersuchung als vollständig ausgebildeter 3. Fuß en miniature präsentiert, mit 5 kleinen Zehen mit Nägeln; 4. und 5. verwachsen.

---

1) Quelques cas d'anomalie numérique des pieds et des mains, observés dans la même famille. Mém. de méd. milit. Juillet et Août, p. 371. (Canst. Jahresb. 1882, I, 278.)

2) Bidrag til fragan om ärftligheten. Upsal. läkareffören. Förhandlingar, Bd. XVII, p. 513. (Daselbst.)

3) Über kongenitale Mißbildungen. D. milit. Zeitschr. No. 4, I, 7. (Daselbst.)

4) Schmidt's Jahrb. VII, 283. Kleine Beiträge zur medizin. Erfahrung; mitgeteilt von Dr. CRAMER. (cfr. S. 364, 8.)

5) London med. Gaz. Vol. XIV. Apr. 12, 1834. (Schmidt's Jahrb. Bd. 10, p. 272.)

6) Acad. de médecine de Paris. Sitzung vom 3. Febr. 1835. (Schm. Jahrb. 12, 263.)

7) Kurze Beschreibung einer interessanten Mißbildung von Dr. BRUDI, pr. Arzt. Berl. klin. Wochenschr. No. 34, 26. August 1878,

GRUBER[9]) berichtet noch über einen Fall (mit Abbildungen) von 6 Mittelhandknochen mit 6 Fingern an der rechten Hand; 6 Mittelhandkuochen und 7 Fingern an der linken Hand; 6 Mittelfußknochen und 6 Zehen an beiden Füßen. Ähnliches bei den Geschwistern des im Februar 1871 beobachteten Mannes.

Einen ähnlichen Fall hat GRUBER[1]) kurz vorher mitgeteilt, betr. einen Mann mit je 6 Fingern an jeder Hand, 6 Zehen am rechten Fuße und 8 Zehen am linken.

MÜHLBERGER[2]) führt 2 Fälle an: im Jahre 1877 wurde im Gnisthal ein Knabe unehelich mit je 6 Fingern und Zehen geboren. Der Vater heiratete 2 Jahre später nicht die Mutter dieses Kindes, sondern eine andere, von der er ein Kind (weibl.) mit normalen Gliedern bekam. Das 2. Kind (männl.) hatte wieder 6 Finger und Zehen, starb nach der Geburt. — Weder beim Vater noch bei den Müttern ließ sich erbliche Disposition nachweisen. — „Die Ursache des Polydactylismus muß im Vater liegen."

Neuerdings wurde von WOLF[3]) ein Fall von erblicher symmetrischer Polydactylie berichtet und genau beschrieben. Er vergleicht die Polydactylie bei 3 Mitgliedern einer Familie, in der dieselbe vom Urgroßvater in männlicher Linie vererbt wurde.

FELIX PLATER[4]): 6 Finger an jeder Hand, am linken Fuße 6 Zehen, am rechten Fuße 7 Zehen.

MORAND[5]): Mädchen mit rechts 6, links 7 Fingern, deren Schwester für alle Finger an einer Hand nur einen Daumen hatte.

GRANDELÉMENT[6]): Arbeiter von 44 Jahren mit 7 Fingern an jeder Hand und 6 Zehen an jedem Fuße.

---

1) Über einen bemerkenswerten Fall von Polydaktytie. Von Dr. WENZEL GRUBER, Prof. der Anat. Bull. de l'Académie Impériale des Sc. de St. Pétersbourg, Tome XVI, p. 359 ff.

2) Bull. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, Tome XV, p. 362 ff.

3) Polydactylismus. Von Dr. A. MÜHLBERGER in Herrenalb. Memorabilien 27, p. 226.

4) Berl. klin. Wochenschr., No. 32, 8. August 1887. Eine Familie mit erblicher symmetrischer Polydactylie. Von Dr. FRANZ WOLF in Berlin.

5) Observat. libri tres. Edit. III. ab Franc. PLATER (filio), Basileae 1653, 8⁰ (Op. posth.), Lib. III, p. 570. (GR.)

6) Recherches sur quelques conformations monstrueuses des doigts dans l'homme. — Mém. de l'Acad. roy. des sc. de Paris, ann. 1770, 4⁰, p. 138, Pl. (Fig.) 7. (GR.)

7) Polydactylie et Syndactylie. — Gaz. des hôpitaux, Paris 1861, Fol., p. 555. (GR.)

Cauroi[1]): Monstrum mit je 7 Zehen, an der rechten Hand 8 Finger, an der linken Hand 7 Finger. Verwachsungen zwischen Fingern und Zehen.

Casp. Neumann[2]) erwähnt ein Mädchen mit Bauchspalte und Luxatio fem. congenita; dieselbe hatte am linken Fuß 8 Zehen.

Ein für uns äußerst interessanter Fall ist folgender: Bei einem beinahe 4 Jahre alten Kinde[3]), 1834 †, mit Kiefern ohne Spur von Zähnen, mit Wolfsrachen, ohne weichen Gaumen und Uvula und mit 3 elastischen Körpern statt der Zunge: 9 Finger an jeder Hand, 9 Zehen an jedem Fuße, 9 Metacarpalia an der rechten, 8 Metacarpalia an der linken Hand, 9 Metatarsalia an jedem Fuße.

Saviard[4]): neugeb. Kind mit je 10 Fingern und 10 Zehen.

Andere Fälle von größerer Überzahl sind in den einzelnen Abschnitten mit aufgeführt.

Der zuletzt in der Litteratur berichtete Fall ist wohl folgender von Holtermann[5]) in Sachsenberg:

Bei einer Imbecillen zerfällt der 4. Finger der rechten Hand in 2 Finger, die, an ihrer Basis verbunden, später halbmondförmig auseinandergehen. Die Finger sind mit den anderen beweglich; der äußere Finger des 4. Paares ist mit dem 5. durch eine Membran verbunden. An der linken Hand findet sich statt des 5. Fingers ein System von 3 kleinen Fingern, die nebeneinander liegen. Am linken Fuß befindet sich zwischen 4. und 5. Zehe eine überzählige Zehe von der Größe einer kleinen Nuß. — Außerdem besteht noch Fettleibigkeit, Myopie, Strabismus, Nystagmus; im dritten Lebensjahre waren Konvulsionen aufgetreten.

Die Mutter der Kranken schreibt die Mißbildung dem Anblick einer Schildkröte zu, die sie in den ersten Monaten ihrer Schwangerschaft erschreckt; sie fühlte damals Schwäche und Schwindel, so

---

1) „Extrait d'une lettre". Journ. des scavans p. ann. 1696, Amsterdam 1709, p. 78—81. (Gr.)

2) Commercium litter. ann. 1740, 4°, Norimbergae, Hebd. XXII, p. 172, Tab. I, Fig. 12, i.

3) Froriep, o. rhein. Medic. Collegium. Mißbildung (Monstrum per excessum). Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur und Heilkunde, No. 67 (No. 1, Bd. IV, 1837, Oct.), Bd. 4, Weimar 1838, S. 8, Fig. 4—8. (Gr.)

4) Nouveau recueil d'observations chirurgicales, Paris 1702, 12°, Observ. 117, p. 516. (Gr.)

5) Centralblatt f. Nervenheilk., Psychiatrie etc. v. Erlenmeyer, No. 21, 1. Nov. 1887. Bourneville et Raoult: Imbécillité; malformations congénitales des deux mains et du pied gauche; polysarcie.

daß sie sich an der Mauer halten mußte. Während des Verlaufes der Schwangerschaft mußte sie fortwährend an die Schildkröte denken und war in Sorge, daß ihr Kind Schaden davon trüge.

Dieser Fall erinnert uns in seiner eigentümlichen Begründung lebhaft an den von uns beobachteten mit beiderseitiger Verdoppelung des Daumens.

Es ist dies die bei Frauen vielfach beliebte Theorie des „Versehens“, die auf der Annahme beruht, daß psychische Eindrücke während der Schwangerschaft das Gedeihen der Frucht beeinflussen, also event. Mißbildungen hervorrufen. Inwieweit dies berechtigt ist, wollen wir dahingestellt sein lassen, wenn es auch von hohem Interesse wäre, festzustellen, ob hier das „post hoc — ergo propter hoc“ zutrifft — oder ob derartige Mißbildungen nicht schon vorher bestanden haben; die Mutter, welche einen Anlaß zur Mißbildung ihres Kindes sucht, ist zufrieden, wenn sie sich die Abnormität durch „Versehen“ während der Schwangerschaft erklären kann.

Unsere Übersicht ergiebt eine Anzahl von 82 mit überzähligen Fingern und Zehen behafteten Individuen. Die Fälle von Erblichkeit in der Familie, wofür wir zahlreiche Vertreter fanden, haben wir auch hier einfach gerechnet und eine Anzahl von mehr als 6 Fingern resp. Zehen mit verzeichnet. — Wir besprachen besonders wichtige Fälle etwas ausführlicher und suchten die Erblichkeit in einzelnen Fällen an Stammtafeln zu erläutern. Als interessante Fälle haben wir vor allen den von A. Mitchell p. 366, bei welchem zugleich Zahnanomalien bestanden, und in gleichem Sinne den von Caspar Neumann p. 373 citierten.

Weiter ist bemerkenswert die von Potton p. 366 geschilderte, endemisch auftretende Polydactylie infolge der gegenseitigen Verheiratung mit Polydactylie behafteter Individuen und deren Verschwinden mit dem Aufhören dieser Ehen unter Blutsverwandten.

Die am häufigsten auftretende Art der Polydactylie ist nach unserer Zusammenstellung das Erscheinen kleiner Finger und kleiner Zehen; die kleinen überzähligen Finger artikulierten meist — mehr oder weniger gut ausgebildet — an der Mittelhand; dasselbe Verhältnis zeigt sich bei den Zehen.

Wiederholt beobachteten wir Syndactylie, sowie andere Deformitäten bei gleichzeitiger Polydactylie.

Wir haben im Ganzen 274 Fälle von Überzahl an Fingern, Zehen, resp. Fingern und Zehen — ohne Rücksicht auf Vererbung durch mehrere Generationen — zusammengestellt. Es ist wohl

kaum zu bemerken nötig, daß auch diese große Anzahl nicht alle Fälle umfaßt, welche bisher beobachtet worden sind, ebenso wie wir mit Bestimmtheit behaupten möchten, daß eine Sammlung der jetzt lebenden polydactylen Individuen sehr ergiebig ausfallen würde.

Unsere Resultate entsprechen im großen und ganzen denen HENNIG's, welcher seiner Abhandlung 498 Individuen zu grunde gelegt hat. Diese Zahl ist wohl durch unsere Zusammenstellung übertroffen, da bei unsern 274 Fällen eine große Anzahl von Mitgliedern einer Familie als 1 Fall stets bezeichnet und gerechnet wurden.

Wiederholt haben wir bei der Betrachtung der einzelnen Fälle auf die Erblichkeit hingewiesen, die bei unserer Anomalie geradezu charakteristisch ist. HAECKEL[1]) sagt darüber: „Unter diesen Fällen von Vererbung monströser Abänderungen sind besonders lehrreich diejenigen, welche eine abnorme Vermehrung oder Verminderung der Fünfzahl der menschlichen Finger und Zehen betreffen. Es kommen nicht selten menschliche Familien vor, in denen mehrere Generationen hindurch 6 Finger an jeder Hand oder 6 Zehen an jedem Fuße beobachtet werden. Seltener sind Beispiele von Siebenzahl oder Vierzahl der Finger und Zehen. Die ungewöhnliche Bildung geht immer zuerst von einem einzigen Individuum aus, welches aus unbekannten Ursachen mit einem Überschuß über die gewöhnliche Fünfzahl der Finger und Zehen geboren wird und diesen durch Vererbung auf einen Teil seiner Nachkommen überträgt. In einer und derselben Familie kann man die Sechszahl der Finger durch 3, 4 und mehr Generationen verfolgen." — Weiter führt H. aus, daß sich bei reiner Inzucht eine 6 fingerige Familie fortpflanzen und eine besondere 6 fingerige Menschenart entstehen würde, wie dies ja in dem von POTTON (p. 366) erwähnten französischen Dorfe der Fall war. Dies selbe Beispiel erläutert zugleich die Art des Verschwindens der Mißbildung, welches dadurch verursacht wird, daß sich 6 fingerige Menschen immer mit normalen verheiraten; auf diese Weise wird wieder die normale Fünfzahl erreicht. Wie nun diese Vererbung erworbener Eigenschaften zustande kommt — darüber herrscht noch Dunkel. „Wollen wir ehrlich sein, so bleibt die Vererbung erworbener Eigenschaften eine lediglich den zu er-

1) HAECKEL, natürliche Schöpfungsgeschichte. 1870, S. 158 f. Berlin.

klärenden Thatsachen entnommene und noch dazu in sich ganz dunkle Hypothese"[1]).

Die Ahnlichkeit der Kinder und Eltern ist eine so wenig auffallende Thatsache, daß nur der Mangel dieser Ähnlichkeit Interesse erregt. Nicht allein die Größe, der Körperbau und die Gesichtszüge, sondern auch geistige Eigenschaften und feinere körperliche Besonderheiten werden von den Eltern auf die Kinder übertragen. In derselben Weise wird auch die Polydaktylie, die ebenso eine erworbene Eigenschaft bei einzelnen Individuen ist, vererbt. Wichtig ist nun die Entstehung der Extremitäten-Mißbildung, besonders die symmetrische, wie sie bei der Polydaktylie so häufig auftritt und in dem von uns beobachteten Falle charakteristisch ist; denn es ist zu bemerken, daß außer den Fällen von ausgesprochener Erblichkeit der Polydaktylie auch Fälle vorkommen und von uns zitiert sind, wo die Anomalie sporadisch auftritt. Pott[2]) erklärt dies Vorkommen als indirekte — im Gegensatz zur direkten — Vererbung, hervorgerufen durch äußere Bedingungen, etwa Enge des mütterlichen Beckens, abnorme Kleinheit der Uterushöhle, die Disposition der Mutter zu Erkrankungen der Eihäute (namentlich des Amnion!) oder dgl. — Über die Zeit des Entstehens der Mißbildungen an Zehen und Fingern giebt Pott 4 Möglichkeiten:

1. Nach Beendigung der Bildung der Extremitäten durch irgend welche intra- (oder extra-?) uterin wirkende Störungen;

2. Stehenbleiben auf irgend welchem Embryonalzustand der Extremitäten;

3. Vor der Extremitäten-Anlage hat ein Agens auf das befruchtete Ei schädlich eingewirkt;

4. Die Mißbildung ist in der Keimzelle, dem Sperma oder dem unbefruchteten Ovulum vorgebildet.

Wir wollen nunmehr die verschiedenen Theorien über die Entstehung der Polydaktylie näher ins Auge fassen, deren interessanteste wohl den Untersuchungen Bardelebens[3]) (Jena) zu verdanken ist. Derselbe wies vor einigen Jahren zuerst für andere Säugetiere und schließlich auch für den erwachsenen Menschen

---

1) Du Bois-Reymond, Rede über die Übung. Berlin 1881.

2) Ein Beitrag zu den symmetr. Mißbildungen der Finger und Zehen von Prof. Richard Pott in Halle a./S., Jahrb. f. Kinderheilk. N. F. 21, 1884, p. 392 ff.

3) Vortrag über „Hand u. Fuß" auf der Ärzte- u. Naturforscher-Versammlung 1886.

deutliche Spuren eines früher an der innern Seite des Daumens bezw. der Großzehe vorhandenen Fingers nach — an denselben Stellen, wo bei Beuteltieren und Insektenfressern ein wirklicher Finger existiert. Viel schwächer als an der innern Seite fand er die Reste eines 7. Strahles an dem äußern Rande, den er an der Hand mit dem Erbsenbein in Verbindung bringt. — So erklärt er dann die Polydaktylie nicht als Mißbildung im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern als ein „Zeugnis alter Herkunft, ein Merkmal unserer ursprünglichen Beschaffenheit“.

Foerster[1]) führt die Polydaktylie auf eine „ursprüngliche Verdoppelung der Keimanlagen der einzelnen Finger und Zehen zurück“ und erklärt auch die Syndaktylie dadurch entstanden, „daß die Finger, in Fällen, wenn die Verdoppelung nicht ganz vollständig war, sehr kurz und untereinander verwachsen erscheinen“.

Ammon[2]) giebt — etwas dunkler ausgedrückt — im ganzen dieselbe Theorie.

Ahlfeld[3]) führt als diejenige Kraft, welche die Spaltung hervorruft, „ohne Zweifel in der Hauptsache das Amnion an“ und führt als Beweis ein Kind mit doppeltem Daumen an, zwischen welchem ein amniotischer Faden haftete. Er bestimmt danach die Zeit des Beginnes der Spaltung auf die Zeit des Abhebens des Amnions — den 12. oder 13. Tag.

Gegen diese Annahme ist wohl zunächst die auffallende Erscheinung des symmetrischen Auftretens anzuführen, das doch nicht durch einen einzigen Amnionfaden hervorgerufen ist — außerdem die Erblichkeit, die eine innere Keimanlage wahrscheinlicher macht als ausschließlich äußere Einflüsse. Diese Ansicht vertritt auch Pott in der erwähnten Schrift und schließt sich der von Marchand[4]) aufgestellten Theorie an. Kölliker bezeichnet die Finger- und Zehenbildung als Knospungs- resp. Abschnürungsprozeß. „Wirkt nun irgend ein Moment — so folgert Marchand — von außen auf eine im Innern noch nicht differenzierte Sprosse ein, wodurch eine Spaltung herbeigeführt wird, so kann man sich

1) Dr. A. Foerster, die Mißbildungen des Menschen, II. Aufl. Jena 1865, p. 44.

2) Ammon, die angeb. chirurg. Krankheiten des Menschen. Berlin 1842, p. 99.

3) Ahlfeld, Mißbildungen des Menschen I, 108 ff. Leipzig 1880.

4) Marchand, Mißbildungen; Separat-Abdruck aus der Encyklopädie der Wissenschaften, Wien.

wohl vorstellen, daß anstatt eines, sich 2 gleichartige Fortsätze entwickeln, welche sich ihrerseits selbständig in Knorpel, Sehnengewebe etc. differenzieren. Andererseits kann man sich aber auch denken, daß ein solches Mehrfachwerden auch ohne äußere Veranlassung, durch eine dem Keime anhaftende Eigentümlichkeit vorkommen kann". „Wir werden also zur Annahme einer dynamischen Entstehungsweise hingedrängt und werden bereits im Keime die Vorbildung gewisser Extremitäten-Mißbildungen zu suchen haben"[1]).

Verrier, E.[2]), erklärt die Überzahl entweder als Atavismus, indem es irgend einmal ein Wirbeltier mit 6 Zehen gegeben hat (nur Fische haben mehr als 5 Strahlen!) — oder als eine progressive Anomalie, als Anlauf zu einer höheren Entwickelungsstufe des Menschengeschlechtes, welcher selbstredend auch eine weitere Vervollkommnung des Gehirns entsprechen würde! — Diese Annahme wurde durch Gegenbaur widerlegt, der in seinen „Kritischen Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus"[3]) nachweist, daß man es bei der Polydaktylie mit einer Monstrosität zu thun hat, welche in die Reihe der Doppelbildungen gehört. Die Polydaktylie trägt gar keine Beziehung auf irgend einen bestimmten niederen Zustand in sich. Bei Tieren, die weniger als 5 Endglieder haben, kommt atavistische Polydaktylie vor (Pferd), wobei die Zahl der Endglieder aber 5 nicht überschreitet; hier braucht man aber auch bei den Vorfahren nicht so weit rückwärts zu gehen — aber bei dem Menschen ist sie eine Mißbildung! Man könnte zwar auch die Mißbildung zum Atavismus in Beziehung bringen, allein sie unterscheidet sich durch den Mangel der Anpassung, indem ihr die übrige Organisation des Körpers nicht entspricht, ihr nicht angepaßt ist. Der Anpassungsmangel bedingt so das Pathologische der Mißbildung und darin liegt ihr wesentlicher Charakter.

Mit diesen Gedanken Gegenbaurs wollen wir die Betrachtung der Entstehungsursachen der Polydaktylie abschließen, die wir als abnorme, atavistische Keimanlage mit Neigung zum symmetrischen Auftreten und zur Vererbung auffassen nach den Ausführungen Bardelebens, welcher in dem oben zitierten Vortrag erklärt:

---

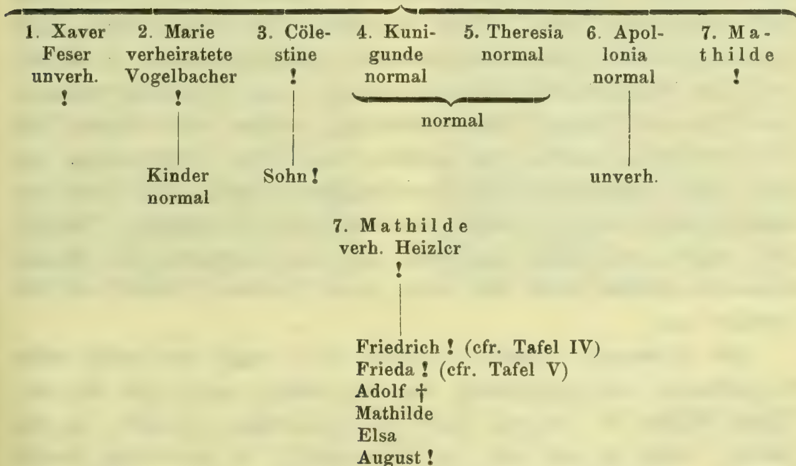
1) Pott i. Jahrb. f. Kinderkrankh. N. F. 21, S. 407.

2) Des anomalies symétriques des doigts et du rôle que l'on pourrait attribuer à l'atavisme dans ces anomalies. Comptes rendus. T. 100, No. 12, p. 865—67. (Canst. Jahrb. 1885, I, 94.)

3) Morpholog. Jahrb. Bd. VI, 1880, p. 584 ff.

„Bei den überzähligen Fingern und Zehen wissen wir jetzt, daß es sich um angeerbte Anlagen handelt, die vielleicht durch viele Generationen hindurch schlummern, latent bleiben, um dann — aus welchen Gründen ist vollständig unbekannt — plötzlich wieder aufzutreten". Ist nun ein Individuum mit dieser atavistischen Abnormität behaftet, dann zeigt dieselbe Neigung zur Vererbung durch Generationen, um jedoch meist allmählich wieder zu verschwinden.

Es erübrigt noch, näher auf die Zahnanomalie einzugehen, die bei den von uns beobachteten Fällen gleichzeitig erblich neben der hereditären Polydaktylie vorkommt und das Interesse an unseren Fällen erhöht. — Die Mutter, Frau Mathilde Heizler, von welcher die Zahnanomalie auf die Kinder übertragen ist, hat dieselbe von ihrer Mutter ererbt. Nach ihren Angaben haben wir folgende Genealogie aufgestellt:



Die Großmutter, Mutter der Frau Heizler, Katharina Feser in Breitnau — soll nur 2 abnorme große, spitze Zähne an Stelle der Schneidezähne und je 2 Backzähne gehabt haben; deren Kinder:

1. Xaver Feser, unverheiratet im Höllsteig soll sehr wenig vereinzelt stehende Zähne besitzen; ebenso 2. Marie — verheiratete

---

1) ! = mit der Zahnanomalie behaftet.

Vogelbacher, deren Kinder normale Zähne haben, und 3. Cölestine, deren Sohn Alfons — 22 Jahre alt —, dessen Aufenthalt leider unbekannt ist, soll nur 4 Zähne — je 1 ersten Backzahn haben, die ihm dazu dienen, ein Gebiß festzuhalten.

4. Kunigunde und 5. Theresia haben — ebenso wie ihre Kinder — die normale Anzahl und Stellung der Zähne, wie auch die unverheiratete 6. Tochter Apollonia.

7. Mathilde, verheiratete Heizler, die Mutter der von uns beobachteten Kinder, deren Abbildung nach photographischer Aufnahme vorliegt, hat auffallend große Zähne mit weiten Lücken; besonders groß und spitz sind die Schneidezähne — im übrigen ist die Zahl der Zähne normal.

Wir kommen nun zur Beschreibung der Zahnverhältnisse bei den Kindern Frieda und Friedrich, die beide neben der Polydaktylie vom Vater auch diese Anomalie von der Mutter ererbt haben.

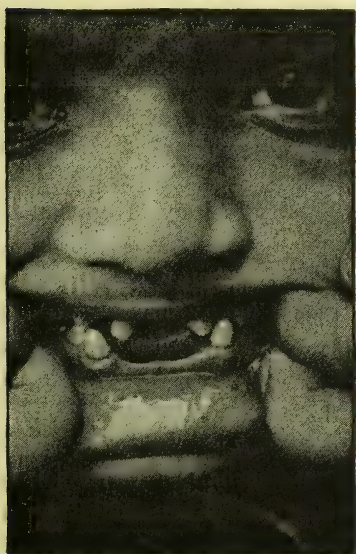
Friedrich, 10 Jahre alt[1]), bei welchem der Zahndefekt am deutlichsten ist, zeigt einen vollständigen Mangel der unteren Schneidezähne, während an Stelle der oberen 2 spitze nach auswärts gerichtete (Eck-?) Zähne bestehen. Die übrigen Zähne sind normal gebildet. Der Alveolarfortsatz des Unterkiefers ist an der Stelle des Defektes dünn und rudimentär — am Oberkiefer weniger. Das Frenulum linguae fehlt vollständig, während die übrigen Teile der Mundhöhle normal ausgebildet sind. Ein Zahnwechsel hat nach den bestimmten und zuverlässigen Angaben der Leute nie stattgefunden und es besteht jetzt noch das Milchgebiß. Der Defekt macht sich schon äußerlich an den Konturen der Mundformation geltend und übt auch einen gewissen Einfluß auf die Sprache aus.

Die Schwester, Frieda, 14 Jahre alt[2]), zeigt den Defekt nicht so auffallend und regelmäßig wie der Bruder, auch sind die einzelnen Zähne bei weitem nicht so gleichmäßig gebildet wie bei jenem. Auch sie hat noch ihr Milchgebiß. Im Oberkiefer haben wir die gleichen Verhältnisse, wie beim Bruder: anstatt der 4 Schneidezähne: 2 halbmondförmig mit der Spitze nach der Mittellinie zeigende, den Eckzähnen gleichgebaute Zähne; anstatt der untern Schneidezähne sehen wir 3 unregelmäßig gewachsene spitze Zähne, deren mittlerer in der Mittellinie etwas hinter der

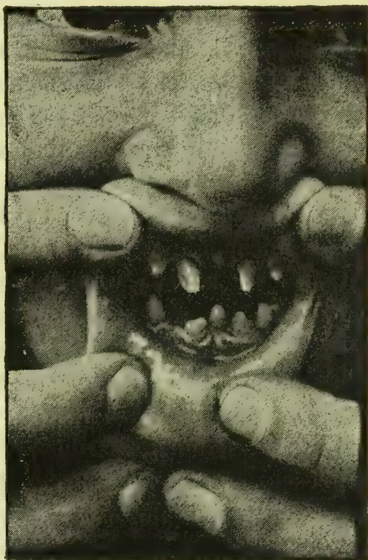
1) cfr. Figur V.

2) cfr. Figur VI.

Zahnreihe zurücksteht. Zwischen den übrigen Zähnen befinden sich große Lücken, dieselben sind aber sonst normal. Das Frenulum linguae ist wenig ausgebildet — andere Abnormitäten im Bereich der Mundhöhle sind nicht vorhanden. — Zu bemerken ist noch, daß sich bei der rudimentären Anlage der Alveolarfortsätze bei Friedrich und Frieda wohl nicht annehmen läßt, daß die fehlenden Zähne im Kiefer reteniert sind. — Die Zähne sind bei beiden Kindern zur normalen Zeit gewachsen; die Kinder sind durchaus gesund und haben auch früher nie an schweren Krankheiten gelitten; Haar-Anomalien fehlen.



Figur V.



Figur VI.

Die Alveolarfortsätze besonders des Unterkiefers des jüngsten Kindes sind ebenfalls dünn, was die Mutter — nach Analogie der beiden anderen Kinder — zu der festen Behauptung veranlaßt, daß auch dies Kind einst die Zahnanomalie zeigen werde.

Wir haben hier also eine Familie vor uns, in welcher zwei Abnormitäten erblich sind, Polydaktylie und Zahnanomalie — erstere vom Vater, letztere von der Mutter. Auffallend ist es nun, daß von den 6 Kindern 3 mit beiden Anomalien behaftet, während die übrigen ganz normal sind, also keins die eine oder die andere Abnormität für sich allein zeigt. Interessant wäre

nun die Beobachtung, wie sich diese Anomalien in späteren Generationen, die von diesen Kindern entsprießen werden, verhalten, ob dieselben beide oder nur eine Abnormität vererben werden, ob event. noch eine 3. Abnormität sich durch Vererbung hinzugesellen oder ob dieselben allmählich im Verlaufe mehrerer Generationen beide verschwinden werden?

Wir haben in unserer Zusammenstellung von Fällen von Polydaktylie 4 Fälle mit gleichzeitiger Zahnanomalie erwähnt, 1. Fall von Geoffroy St. Hilaire [1]) betr. Anna de Boulen mit einer supernumerären Mamma, 1 Zahn außer der Reihe und 6 Fingern an jeder Hand; 2. A. Mitchells Fall [2]) von erblicher Polydaktylie bei Leuten mit stark gewölbtem Gaumen und Unregelmäßigkeiten der Zähne; 3. ein mißgebildetes Kind [3]) mit je 9 Fingern und 9 Zehen neben gleichzeitig bestehendem Wolfsrachen, ohne weichen Gaumen und Uvula, mit 3 elastischen Körpern statt der Zunge und Kiefern ohne Spur von Zähnen, und schließlich den von uns in Eisenach beobachteten. Diese Fälle, welche als anologe von Interesse sind — sind wohl als zufällig neben Polydaktylie auftretende Zahnanomalien zu bezeichnen, während von Erblichkeit derselben keine Rede ist. — Wir können wohl mit Bestimmtheit behaupten, daß unser Fall einzig in der Litteratur dasteht und beziehen uns bei diesem Urteil auf einen Brief des Herrn Prof. Miller in Berlin, welcher über unsern Fall schreibt: „Der von Ihnen beobachtete Fall ist gewiß von großem Interesse. Das Fehlen der unteren Schneidezähne ist seltener als das der oberen, während das Fehlen der Milchschneidezähne und der Milchzähne überhaupt höchst selten ist. Daß auch nur Milchzähne vorhanden sind bei dem Knaben sowohl, wie bei seinem Onkel (22jähr. Alfons) (auch bei der Schwester Frieda!) — ist auch eine interessante Beobachtung.“ — „Einzelne Milchzähne bleiben häufig bis zu einem hohen Alter stehen, sämtliche, so viel ich weiß, nie oder höchst selten. Ein Zusammenhang zwischen der Entwickelung der Zähne und Haare ist häufig konstatiert worden. Die russischen Haarmenschen zeigten dies . . . . . Eine Beziehung zwischen Zähnen und Fingern resp. Zehen ist meines Wissens nicht beobachtet worden, und ist Ihr Fall in dieser Hinsicht wiederum interessant. . . . . Das Fehlen sämtlicher permanenten Zähne ist außerordentlich selten!“

---

1) p. 356, 6.
2) p. 366, 3.
3) p. 373. 3.

Prof. BUSCH [1]) giebt eine Übersicht von Mangel an Zähnen des normalen menschlichen Gebisses; er stellt 11 Fälle zusammen und resumiert: „Aus dieser Zusammenstellung tritt das Fehlen der lateralen Schneidezähne des Oberkiefers entweder einseitig oder beiderseitig, sowie das Herabgehen derselben auf die niedrigste Form des Zahnes, den Zapfenzahn hervor. Dies Vorkommen ist, wie bekannt, ein sehr häufiges und in vielen Familien erblich. Als Erklärung hierfür hat man angegeben, daß, wenigstens bei den Kulturvölkern Europas, der obere laterale Schneidezahn sich im Rückgange befinde und sich allmählich aus dem Gebisse ausscheide. Die oberen lateralen Milchschneidezähne zeigen jedoch nicht dasselbe Verhalten, ein Mangel derselben kommt sehr selten vor und aus der Zusammenstellung dieser beiden Thatsachen muß man den Schluß ziehen, daß es viele Menschen giebt, welche beide obere laterale Milchschneidezähne hatten, für die dann aber keine Ersatzzähne später eintreten. Direkte anamnestische Beweise lassen sich jedoch hierüber schwer erheben, da die meisten Menschen nicht in der Lage sind, Angaben über ihr Milchgebiß zu machen. Aber auch die unteren Schneidezähne zeigen Defekte; einmal fehlte im sonst vollkommenen Gebiß der linke mittlere Schneidezahn, in 2 Fällen hatte sich dem Mangel der oberen lateralen Schneidezähne ein Mangel der unteren mittleren Schneidezähne zugefügt. In dem einen dieser Fälle, bei einem 14jährigen Knaben, war der 2. Molar bereits durchgebrochen und die beiden mittleren Milchschneidezähne noch an der Stelle. In dem 2. Falle, bei einem 21jährigen Mädchen, waren die 3. Molaren schon vollzählig vorhanden. Die letztere Patientin gab bestimmt an, daß der Mangel der oberen lateralen und der unteren mittleren Schneidezähne in ihrer Familie erblich sei. In dem letzten Falle fehlten bei einem Mädchen von 17 Jahren außer den oberen lateralen Schneidezähnen alle 4 unteren Schneidezähne (ebenso wie bei Friedrich Heizler, d. Verf.), während der linke mittlere Milchzahn noch an der Stelle steht“.

Aus der Litteratur giebt BUSCH Fälle, von denen ich die wichtigen anführe:

---

1) Die Überzahl und Unterzahl in den Zähnen des menschlichen Gebisses mit Einschluß der sog. Dentitio tertia von Prof. Dr. BUSCH. Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilkunde IV. Jahrg., 12. Heft, Dez. 1886. I. u. II. Fortsetzg.

1. Hepburn[1]) berichtet über einen Fall, in welchem die 4 unteren Milchschneidezähne bis zum 27. Jahre stehen blieben, dann ausfielen, ohne sich zu ersetzen.

2. Hern[2]) beschreibt folgende Fälle:

1. 7jähriger Knabe normaler Eltern, von schwächlicher Konstitution, großem Kopf, früher rhachitisch. Im Unterkiefer befinden sich nur 4 Zähne: 2 Milchmolare und die ersten bleibenden Molaren; dieselben Zähne im Oberkiefer und 2 verkümmerte Milchschneidezähne. Der Alveolarfortsatz ist sehr mangelhaft ausgebildet.

2. 6jähriger Knabe von schwächlicher Konstitution. An Stelle der unteren Milchschneidezähne finden sich 3 kleine konische Zähne; im Oberkiefer fehlen die seitlichen Schneidezähne und die mittleren sind schwach entwickelt.

3. 4jähriger Bruder des vorigen, schwächlich entwickelt — im Unterkiefer fehlen alle Schneidezähne, im Oberkiefer die seitlichen, und die mittleren sind schlecht entwickelt. Erblichkeit vielleicht vom Vater!

Amadei[3]) beobachtete an 6 Schädeln Mangel eines oberen lateralen Schneidezahnes und an 2 Schädeln Mangel zweier oberer lateraler Schneidezähne. Defekte an den unteren Schneidezähnen beobachtete er nicht.

Ähnliche Fälle von mangelhafter Entwickelung und Defekt von Zähnen beschreibt Werner[4]). Derselbe bemerkt noch: „In der älteren Litteratur sind keine Fälle des Fehlens der permanenten Zähne erwähnt, selbst Hunter hat in seinem Werk keine Notiz darüber.“

„Tomes hat das Fehlen der Seitenschneidezähne ebenfalls mehrere Male beobachtet, namentlich bei Gliedern derselben Familie. Ferner erwähnt er eines Falles, wo alle Milchzähne fehlten, die permanenten Zähne sich aber doch entwickelten. Er giebt ferner an, daß 1 oder 2 Fälle bekannt wären, wo sämtliche permanente Zähne fehlten, doch sind diese Fälle durch keinen

1) Transact. of the Odontological Society of Great Britain. New Series, vol. I, p. 255.

2) Ibidem vol. XVI, p. 190.

3) Anomalie numeriche del sistema dentale nell' uomo. Archivio per l'antropologia e la etnologia. Undecimo Volume. Firenze 1881. (Busch.)

4) Über Anomalien der Zahnstellung. Inaug. Diss. von Karl Werner. Gießen 1868, p. 23 ff.

Autor verbürgt. Schließlich erwähnt er noch eines Falles, wo bei vollständig entwickelten Kiefern nur 2 Mahl- und 2 Schneidezähne in jedem Kiefer vorhanden waren.

Schließen wir unsere Betrachtung des hochinteressanten Falles vom Fehlen der Milchschneidezähne bei gleichzeitiger Polydaktylie, wie wir es bei den beiden Kindern Frieda und Friedrich Heizler ererbt sehen, so müssen wir bekennen, daß in der gesamten Litteratur kein weiterer derartiger Fall verzeichnet ist. — Es sind nur äußerst wenig Fälle von gänzlichem Mangel bleibender Zähne vorhanden, die von LINDERER (Zahnkeilkunde S. 137) und TOMES (S. 206) mitgeteilt werden. — „Ein gänzlicher Mangel an Milchzähnen ist bisher noch nicht beobachtet worden; ebenso fehlen auch einzelne Milchzähne nur selten [1])“.

Die Erblichkeit von Zahnanomalien ist erwiesen — aber von Vererbung eines angeborenen Mangels der Milchschneidezähne haben wir in der Litteratur keinen weiteren Fall finden können. Interessanter wird nun diese auffallende, erbliche Defekt-Mißbildung noch durch den Umstand, daß sie mit einer Überproduktion von Fingern und Zehen, die ebenfalls eine starke Erblichkeit zeigt, kompliziert ist.

---

1) Lehrb. der Zahnheilkunde von Dr. med. JUL. SCHEFF jun. Leipzig 1884, S. 67 ff.

Bericht

über den Stand und die Thätigkeit der Gesellschaft im Jahre 1887.

Die Zahl der Mitglieder hat am Ende des Jahres 70 erreicht. Neu aufgenommen wurden die Herren Semon (7. Januar), Eggeling (21. Januar), Fuchs (4. Februar), Vulpius, Weissenborn, Pfeiffer (18. Februar), Sehrwald (6. Mai), Krei (10. Juni) und Winkler (25. November). Ein Mitglied, Herrn Götze, hat die Gesellschaft durch den Tod verloren.

Die Zahl der Sitzungen, welche alle im Hörsaal des physikalischen Instituts abgehalten worden sind, beträgt, wie gewöhnlich, vierzehn.

Es wurden gehalten im ganzen 26 Vorträge und Demonstrationen. Dreimal sprach Herr Müller; je zweimal sprachen die Herren Detmer, Haeckel, Liebscher, Walther, Winkelmann; einmal die Herren Abbe, Binswanger, Büsgen, Frommann, Gärtner, Geuther, Hertwig, Kalkowsky, Lang, Pechuël-Lösche, Piltz, Preyer und Rossbach.

Die vom Großherzoglichen Staatsministerium verwilligte Erhöhung des jährlichen Zuschusses um 300 Mk. hat die Gesellschaft in Stand gesetzt, den Tauschverkehr in erfreulicher Weise zu erweitern.

Von der Zeitschrift liegen zum Jahresschluß zwei Bände XX und XXI zum Erscheinen bereit.

In der Sitzung vom 21. Januar wurde auf Vorschlag der Tauschkommission, bestehend aus den Herren Abbe, Bardeleben, Haeckel und Müller, beschlossen, die Sitzungsberichte, wegen mangelhafter Beteiligung, eingehen zu lassen, dafür einem Teil

der Gesellschaften, welche bisher die Sitzungsberichte erhalten haben, die Zeitschrift zu schicken.

Das Stiftungsfest wurde in gewohnter Weise am 29. Januar im Gasthof zum deutschen Hause gefeiert.

Der Vorsitzende für das Jahr 1887.

Ernst Stahl.

Bericht

des Bibliothekars über den Tauschverkehr der Gesellschaft im Jahre 1887.

Im Jahre 1887 sind bei der Gesellschaft folgende Schriften eingegangen, wie wir hiermit bestens dankend anerkennen [1]).

I. Gesellschaftschriften.

1) **Academia Caesar. Leopoldo-Carol. German.** naturae curiosorum.

2) **Amsterdam.**
Koninkl. Zoolog. Genootschap „Natura artis magistra" te Amsterdam.
Bijdragen tot de dierkunde. 13. Aflev. 1886.

3) **Amsterdam.**
Koninkl. Akademie van wetenschappen.
Verhandelingen. Afdeel. Natuurk. Deel. XXV. 1887.
Verslagen en mededeelingen. Afdeel. Natuurk. 3. r. Deel 2.
Jaarboek voor 1885.

4) **Baltimore.**
Johns Hopkins University.
Circulars Vol. VI. No. 54. Dec. 1886. No. 55. Januar 1887. No. 56. March. No. 57. April. No. 58. Juli. No. 59. Aug.
Studies from the biological laboratory. Vol. III. No. 9. Vol. IV. No. 1. 2.

---

1) Wo bei dem Namen einer Gesellschaft nichts angegeben ist, sind in dem bezeichneten Zeitraum Sendungen nicht angelangt.

5) **Berlin.**
Berliner medicinische Gesellschaft.
Verhandlungen a. d. J. 1885/86. Bd. XVII.
Gesellschaft naturforschender Freunde.
Sitzungsberichte des Jahres 1886.

6) **Berlin.**
Physiologische Gesellschaft zu Berlin.
Verhandlungen 1886/87. No. 1—4. 5., 6., 7., 8., 11., 12., 13/14. 15. 16/17. 18. (Fehlt No. 9 u. 10.)

7) **Bern.**
Allgemeine schweizerische Gesellschaft f. d. gesammte Naturwissenschaft.
Actes de la Société helvetiques des sciences réunie à Genève. 10. 11. 12. 69[me] session 1886. Compte rendu 1885/1886.
Mittheilungen der naturforsch. Gesellsch. in Bern. a. d. J. 1886. No. 1143—1168.
Compte rendu des travaux prés. à la 69. session de la Société helvét d. sc. nat. à Genève 1886.

8) **Bologna.**
Accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna.
Memorie. Ser. IV. Tom. VI. Fasc. 1—4. 1885—1886.

9) **Bonn.**
Naturhistorischer Verein der preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg.-Bez. Osnabrück.
Verhandlungen.
Jahrg. 43. (5. Folge 3.) 2. Hälfte. Jahrg. 44. (5. Folge 4.) 1. Hälfte.

10) **Boston.**
Boston Society of natural history.
Memoirs. Vol. III. No. XII. XIII.
Proceedings. Vol. XXIII. P. II.

11) **Boston.**
American Academy of arts and sciences.
Proceedings. New series. Vol. XIV. Part 1. 1887.

12) **Bremen.**
Naturwissenschaftlicher Verein.

13) **Breslau.**
Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur.
64. Jahresbericht für 1886. Breslau 1887. Nebst 1 Ergänzungsheft.

14) **Brünn.**
Naturforschender Verein.
Verhandlungen. Bd. XXIV. H. 1. 2. 1885.
Bericht der meteorolog. Commission des Vereins f. 1884.

15) **Brüssel.**
Academie Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique.
Annuaire. Année 52. 53. 1886. 1887.
Bulletin. Année 55—57. 3. Sér. T. IX—XIII.

16) **Brüssel.**
Société Belge de microscopie.
Bulletin. Année XIII. 1886. No. II. III. 1887. No. IV. VI. (fehlt V.) No. XI. XIV. No. 1.
Annales.

17) **Budapest.**
Kgl. Ungar. naturwiss. Gesellschaft.

18) **Cambridge.**
Cambridge Philosophical Society.
Transactions. Vol. XIV. P. II.
Proceedings. Vol. V. P. VI. Vol. VI. P. I. II.

19) **Cambridge**, Mass. (Nord-Amerika).
Harved College.
Museum of comparative Zoology.
Memoirs. Vol. XVI. No. 1. 2.
Bulletin. Vol. XIII. No. 2. 3. 4. 5. 6.

20) **Canada.**
Royal Society of Canada.
Proceedings and Transactions for the year 1885. Vol. III. 1886. Vol. IV.

21) **Cassel.**
Verein für Naturkunde in Cassel.

22) **Chemnitz.**
Naturwissenschaftliche Gesellschaft zu Chemnitz. 10. Bericht f. 1884—1886.

23) **Córdoba.** (Argentinische Republik.)
Academia nacional des ciencias en Córdoba.
Actas. Tom. V. Entr. 3.
Boletin. Tom. IX. Entr. 1/2. 3. 4.

24) **Danzig.**
Schriften der naturforschenden Gesellschaft. N. F. Bd. VI. Heft 4. 1887.

25) **Delft.**
Annales de l'École polytechnique. Année 1886. Tom. II. Livr. 3. 4. Année 1887. Tom III. Livr. 1. 2.

26) **Dublin.**
Royal Dublin Society.
Scientific Transactions. Ser. II. Vol. III. No. XI. XII. XIII.
Scientific Proceedings. New Ser. Vol. V. P. III—VI.

27) **Edinburgh.**
Royal Society of Edinburgh.

28) **Edinburgh.**
Royal Physical Society.

29) **Elberfeld.**
Naturwissenschaftl. Verein in Elberfeld.

30) **Erlangen.**
Physik.-medicin. Societät zu Erlangen.
Sitzungsberichte. Heft 18. 1886.

31) **Frankfurt am Main.**
Senckenbergische naturforschende Gesellschaft.
Bericht für 1887. Frankfurt a. M. 1887.

32) **Frankfurt a. d. Oder.**
Naturwissenschaftl. Verein des Reg.-Bezirks.

33) **Freiburg i. Br.**
Naturforschende Gesellschaft.
Berichte. Bd. I. 1886.

34) **Genf.**
Institut national Genevois.
Mémoires. Tome XVI. 1883—1886. 1886.

35) **Genf.**
Société de physique et d'histoire naturelle.

36) **Giessen.**
Oberhessische Gesellschaft für Natur- und Heilkunde.
25. Bericht. 1887.

37) **Graz.**
Verein der Aerzte in Steiermark.
Mittheilungen. XXIII. 1886. Graz 1887.

38) **Graz.**
Naturwissenschaftl. Verein für Steiermark.
Mittheilungen. Jahrg. 1886. H. 23.

39) **Haarlem.**
Fondation Teyler.

Archives du Musé Teyler.
Ser. II. Vol. III. Partie 1. 1887.
Ekama, Catalogue de la bibliothèque. Livr. 5. 6.

40) **Halle.**
Naturforschende Gesellschaft zu Halle.
Abhandlungen. Bd. XVI. Heft IV. 1886.
Sitzungsbericht 1885. 1886.

41) **Hamburg.**
Verein für naturwissenschaftliche Unterhaltung.
Verhandlungen 1883—1885. Bd. VI. 1887.

42) **Hanau.**
Wetterauische Gesellschaft für die gesammte Naturkunde zu Hanau.
Bericht vom 1. April 1885 bis 31. März 1887.

43) **Helsingfors.**
Societas scientiarum Fennica.
Observations Vol. I. L. I. Vol. II. L. I. 1886.
Expédition polaire Finlandaise 1882—84. T. II. Magnetisme.
Bidrag t. k. af Finlands Natur och Folk. H. 44.

44) **Innsbruck.**
Berichte des naturwiss.-medicin. Vereins.

45) **Königsberg.**
Physikalisch-ökonomische Gesellschaft zu Königsberg.
Schriften. Jahrg. XXVII. 1886.

46) **Kopenhagen.**
Kongel. Danske Videnskab. Selskab.
Skrifter. 6. R. Naturvid. og. mathem. Afdelg. Bd. IV. No. 3.
Oversigt over det K. D. Selsk. Forhandling. 1886. No. 3. 1887. No. 1.

47) **Leiden.**
Nederlandsche dierkundige Vereeniging.
Tijdschrift. 2. S. D. I. Afl. 3/4.

48) **Leipzig.**
Naturforschende Gesellschaft zu Leipzig.

49) **London.**
Royal Society of London.
Philosophical Transactions. Vol. 177. P. I. II.
Proceedings. Vol. XLI. No. 248. 249. 250. Vol. XLII. 251. 252. 253. 254. 255. 256. 257. Vol. XLIII. 258.

C. A. Mac Munn, Further observations on Enterochlorophyll and allied pigments. (From the Philos. Transactions of the R. Soc. 1886. I.)

C. A. Mac Munn, Researches on Myohaematin and the Histohaematins. (From ibid.)

C. A. Mac Munn, Further observations on some of the applications of the Spectroscope of chlorophyll in animals. (Repr. from. Proc. of the Birmingham Philos. Soc. Vol. V. Part. I. 1886.)

The Royal Society, 30. Nov. 1886. (Fellows.)

50) **London.**

Linnean Society of London.

Transactions: Zoology. Vol. IV. Parts 1. 2.

Botany. Vol. II. Parts 9—14.

Proceedings 1883—1886. 1886—1887.

Journal: Zoology. Vol. XIX. No. 114—115. Vol. XX. 116. 117. Vol. XXI. 126—129.

Journal: Botany. Vol. XXII. No. 144—149. Vol. XXIII. No. 151. Vol. XXIV. No. 158.

List of the Linn. Soc. of Lond. Session 1886—1887. January 1887.

51) **London.**

Royal Microscopical Society.

Journal. 1887. Vol. VII. P. 1. Febr. P. 2. April. P. 3. June. P. 4. Aug. P. 5. Oct.

52) **London.**

Zoological Society of London.

Proceedings. 1886. P. IV. 1887. P. I. II. III.

53) **Lüneburg.**

Naturwiss. Verein f. d. Fürstenthum Lünebnrg.

Jahreshefte. X. 1885—1887.

54) **Luxemburg.**

Institut Royal Grand-ducal de Luxembourg.

Publications. (Section des sciences nat. et math.) Tome XX. 1886.

Observations méteor. Vol. III. IV. 1887.

55) **Magdeburg.**

Naturwissenschaftlicher Verein.

Jahresbericht und Abhandlungen. 1886.

56) **Mailand.**

Società Italiana di scienze naturali.

Atti. Vol. XXIX. Anno 1886. Fasc. 1. 2. 3. 4.

57) **Marseille.**
Musée d'histoires naturelles.
Annales. Zoologie. Travaux du laboratoire de zoologie marine. Tom. I. II. 1883. 1884—1885.

58) **Moskau.**
Société impériale des naturalistes de Moscou.
Bulletin. Année 1886. No. 4. Mit Beilage. Année 1887. No. 1. 2. 3.

59) **München.**
Königl. Bayr. Akademie der Wissenschaften.
Abhandlungen d. math.-phys. Cl. Bd. XV. Abt III. Bd. XVI. Abt. I.
Sitz.-Ber. d. math.-phys. Cl. 1885. Heft IV. 1886. Heft I. II. III.
Inhaltsverzeichn. d. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Cl. von 1871 bis 1885.
Hertwig, Richard, Gedächtnissrede auf Karl Theodor von Siebold, geh. am 24. März 1886.
v. Bauernfeind, C. M., Gedächtnissrede auf Joseph von Fraunhofer. München 1887.

60) **Münster i. W.**
Westfälischer Provinzialverein für Wissenschaft und Kunst.
14. Jahresbericht f. 1885. 15. Jahresbericht f. 1886.

61) **Neapel.**
Accademia delle scienze fisiche e matematiche.
Rendiconto. XXV. 1886. Fasc. 4—12.

62) **New-Haven** (Nord-Amerika. Connecticut.)
Connecticut Academy of Arts and Sciences.
Transactions. Vol. VII. P. 1.

63) **New-York.**
Microscopical Society.

64) **Odessa.**
Société des Naturalistes de la Nouvelle Russie.

65) **Osnabrück.**
Naturwissenschaftlicher Verein.

66) **Paris.**
Société zoologique de France.
Bulletin pour l'année 1886. Parties 5. 6. 1887. Tom. XII. Parties 1. 2. 3. 4.

67) **St. Petersburg.**
Acad. Impér. des sciences de St. Pétersbourg.
Bulletin. Tome XXXI. No. 4.

68) **St. Petersburg.**
Comité géologique.
Mémoires. Vol. IV. 1887. No. 1.
Bulletin 1886. T. V. No. 9—10. 1887. Tom. VI. No. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7.
Nikitin, S., Bibliothèque géologique de la Russie. 1886. St. Pétersburg 1887.

69) **Philadelphia.**
Academy of nat. sciences of Philadelphia.
Proceedings. 1886. P. 3. (Oct.—Dec.) 1887. P. 1. (Jan.—April.)

70) **Pisa.**
Atti della Società Toscana di Scienze naturali.
Processi verbali. Vol. V. 1886—1887. p. 119—202—226—264—304.
Memorie. Vol. VIII. 1887. Fasc. 1. 2.

71) **Prag.**
Kön. Böhmische Gesellschaft d. Wissenschaften.
Abhandlungen d. mathemat.-naturw. Classe. VII. Folge. Bd. 1.
Sitzungsberichte. Jahrgang 1885. 1886.
Jahresbericht 1886. 1887.

72) **Rio de Janeiro.**
Museu nacional.
Archivos. Vol. VI. 1885.

73) **Salem.**
Peabody Academy of science.
Annual Report. XIX. 1887.

74) **San Francisco.**
The California Academy of sciences.
Bulletin. Vol. II. No. 5. 6. 7. 1886. Sept. 1887. January.

75) **Santiago.**
Deutscher wissenschaftlicher Verein.
Verhandlungen. H. 4. 1886. H. 5. 1887.

76) **Sondershausen.**
Botanischer Verein für Thüringen.
Irmischia. Corresp.-Bl. d. b. V. f. Th. Jahrg. VI. No. 5—8.
Abhandlungen.

77) **Stockholm.**
Kongl. Svenska vetenskaps Akademie.
Handlingar. Ny följd.
Bihang till handlingar. Bd. XI. 1. 2. 1887. Bd. XII. Afdel. 1—4.
Lefnadsteckningar.
Öfersigt af K. v. Ak. förhandlingar.
Årg. 43. 1886. No. 10.
Årg. 44. 1887. No. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7.

78) **Sydney.**
Royal Society of New South Wales.
Journal and Proceedings: Vol. XIX. for 1885.

79) **Sydney.**
Linnean Society of New South Wales.

80) **Tokio.**
College of science, imperial University.
Journal. Vol. I. Part. I. 1886. Part. II. III. 1887.
Mittheilungen aus der medicinischen Facultät. Bd. I. No. 1. 1887.

81) **Triest.**
Società Adriatica di scienze naturali in Trieste.
Bolletino. Vol. X. 1887.

82) **Turin.**
R. Accademia delle scienze naturali in Torino.
Atti. Vol. XXII. 1886—1887. Disp. 1. 2. 3—6—8. 9. 10. 11. 12/13. 14. 15.
Bolletino dell' osservatorio della R. Università di Torino. Anno XXI. 1886.

83) **Upsala.**
Regia Societas scientiarum Upsaliensis.
Nova Acta. Ser. III. Vol. XIII. Fasc. II. 1887.

84) **Washington.**
Smithsonian Institution.
Annual Report of the board of Regents for the year 1885. Part. I.

85) **Wien.**
Kaiserliche Akademie der Wissenschaften.
Anzeiger. 1886. No. 25—27. 1887. No. 1—8. 9—14. 15—19. 20—25.

86) **Wien.**
Kaiserl. Königl. naturhistor. Hofmuseum.

87) **Wien.**
Kais. Königl. geolog. Reichsanstalt in Wien.
Jahrbuch. Jahrg. 1886. Bd. XXXVI. H. 4. Jahrg. XXXVII. H. 1.
Verhandlungen. 1886. No. 12—18. 1887. No. 1. 2—8.

88) **Wien.**
Kais. Kön. zoologisch-botanische Gesellschaft in Wien.
Verhandlungen. Jahrg. 1886. Bd. XXXVI. Quartal 3. 4. Jahrg. 1887. Bd. XXXVII. Quartal 1. 2.

89) **Wiesbaden.**
Nassauischer Verein für Naturkunde.
Jahrbücher. Jahrg. 40. 1887.

90) **Zwickau.**
Verein für Naturkunde zu Zwickau.

II. Zeitschriften.

1) Archiv for Mathematik og Naturvidenskab. (Lie, Müller, Sars). Kristiania. Bd. XII. H. 1.
2) Archives de Biologie. (van Beneden u. van Bambeke). Gent u. Leipzig. Tom. VI. Fasc. I. 1885.
3) Archivio per le scienze mediche. (Bizzozero). Turin. Vol. XI. Fasc. I. II. III.
4) Nordiskt medicinsct Arkiv. Stockholm. Bd. XVIII. H. 4. Bd. XIX. H. 1. 2.
5) Botan. Centralbl. 1887. No. 1. 2. 3—6. 7—14—18—22. 28—40. 41—44. 45—48.
6) Nuovo giornale botanico italiano. Firenze. Vol. XIX. 1887. No. 1. 2. 3. 4.
7) Hygiea. Stockholm. Bd. XLVIII. 1886. No. 12. Bd. XLIX. 1887. No. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 10. 11. (Fehlt No. 8 u. 9.)
8) Morphologisches Jahrbuch. (Gegenbaur). Bd. XII. H. 4. Bd. XIII. H. 1.
9) The American Journal of science. 3. Series. 1887. Vol. XXXIII. No. 193. January. No. 194. Febr. No. 195. March. No. 196. Apr. No. 197. May. No. 198. June. Vol. XXXIV. No. 199. July. No. 200. Aug. No. 201. Sept. No. 202. Oct. No. 203. Nov.
10) Quarterly Journal of microscop. science. New Ser. 1887. No. 106. 107. 108. (Vol. XXVII. Part. 2. 3. 4.) No. 109. (Vol. XXVIII. P. 1.)

11) Norsk Magazin f. Laegev. Kristiania. Aargang 48. 1887. No. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12.
Beilage: International medical Congress. Rep. by collective investigation Committee of the Norwegian medical Association on the Etiology of Rickets, acute Rheumatism, Chorea, Cancer, urinary calculies. Christiania 1887.
12) Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII. 1887. H. 1. 2.
13) The American Naturalist.
Vol. XX. 1886. No. 12. Dec. Vol. XXI. No. 2. Feb. No. 3. March. No. 4. April. No. 5. May. No. 6. June. No. 7. July. No. 8. Aug. No. 9. Sept. No. 10. Oct. No. 11. November. (Fehlt: Vol. XX. No. 3. Vol. XXI. No. 1.)
14) Recueil zoologique Suisse. Tom. IV. 1887. No. 1. 2. 3. 4.
15) Revue scientifique. 3. sér. Tom. 39. No. 1. 2. 3. 4. 5. 6, 7. 8—11—14—19. 20. 21—23. 24—25. 26. Tome 40. No. 1. 2. 3. 4—18. 19. 21—23. (Fehlt Tom. 40. No. 20.)
16) Elektrotechnische Zeitschrift.
17) Breslauer ärztliche Zeitschrift.
18) Centralblatt f. Physiologie. (Exner u. Gad.) Literatur 1887. No. 1—18.
19) Archives italiennes de biologie (Emery et Mosso). Tome I bis VIII. Fasc. 1. 2. 3. 1882—1887.

III. Ferner erhielt die Gesellschaft zum Geschenk:

1) Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger, 1873—1876.
Botany. Vol. II. 1886.
Zoology. Vol. XVII. XVIII. Parts 1. 2. Vol. XIX. 1886/87. Vol. XX. XXI. XXII. 1887.
(Von der Kgl. Grossbritannischen Regierung.)
2) XIII. Jahresbericht der Gewerbeschule zu Bistritz in Siebenbürgen. 1886/87.
3) A. Ernst, Bilder u. Schalensteine von Venezuela. — Sprachproben der Ureinwohner von Venezuela. (Aus den Verh. der Berliner Anthropol. Gesellschaft. Sitz. vom 20. Juni 1886.)

4) Derselbe, Ein zweites Beispiel eines pathologischen Pacaschädels (S. A. Zool. Jahrb. 1886).
5) Derselbe, Ethnographische Mittheilungen aus Venezuela. (Aus Verh. d. Berliner Anthrop. Gesellsch. 16. Oct. 1886.)
6) Derselbe, Nachtrag zu den ethnographischen Mittheilungen aus Venezuela. (Aus: Verh. d. Berliner Anthropol. Gesellsch. 23. April 1887.)
7) P. Dengler, Der fünfzehnte schlesische Bädertag und seine Verhandlungen. Reinerz 1887.
8) Henschaw, Sam., The entomological writings of Dr. Alphons Spring Packard. Washington 1887.
9) Sixth annual Report of the United States. Geological Survey to the Secretary of the Interior 1884—1885. Washington 1885.
10) Commission géologique et d'histoire naturelle du Canada. Rapport annual. (N. Sér.) Vol. I. 1885. 7 Karten.
11) Wasseige, De l'éducation des enfants. Discours. Liége 1887.
12) Derselbe, Chorée grave pendant la grossesse, accouchement forcé. Bruxelles 1887.
13) Derselbe, Observation obstétricale. Liége 1887.
14) Ganser, Ant., Das Ende der Bewegung. Graz 1888. (Recensionsexemplar.)

Ausserdem sind noch einige Broschüren u. dgl. bei der Redaction der Zeitschrift eingegangen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 403

Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen.

Von

Dr. Oswald Seeliger,
Privatdozent an der Universität Berlin.

Im Jahre 1819 veröffentlichte CHAMISSO [1]) seine Beobachtungen über die Entwickelung der Salpen. Er behauptete, daß die aus dem Ei stammende solitäre Generation (A) eine ihr selbst unähnliche Kettengeneration (B) hervorgehen lasse, und daß erst diese wieder eine dritte (A) gebäre, welche der vorhergehenden unähnlich, aber der ersten gleich sei. So seien also die aufeinanderfolgenden Generationen stets ungleich, aber immer die Enkelin der Großmutter, die Mutter dagegen der Urgroßmutter oder Urenkelin ähnlich.

Mehr als 20 Jahre später (1842) verglich STEENSTRUP [2]) diese Entwickelungsweise der Salpen mit derjenigen der Coelenteraten, Cestoden und Trematoden und nannte sie Generationswechsel. Gestützt auf die richtigen, allerdings aber falsch gedeuteten Beobachtungen ESCHRICHT'S [3]) über den Salpenstolo, welche für die Kettenform eine von der geschlechtlichen Entstehungsweise durchaus verschiedene nachwiesen, konnte STEENSTRUP auf die Entstehungs- und Fortpflanzungsweise der aufeinanderfolgenden Generationen Gewicht legen. Er bezeichnet die aus dem befruchteten Ei entstandene Solitärform als „Amme" und ihre Fortpflanzungsart als „Ammen", das zur geschlechtlichen Vermehrung in Gegensatz zu bringen sei.

Spätere Untersuchungen haben festgestellt, daß das „Ammen" der Polypen, Cestoden und Salpen eine ungeschlechtliche Ver-

---

1) CHAMISSO, „De animalibus quibusdam e classe vermium." Berolini, 1819.

2) STEENSTRUP, „Über den Generationswechsel." Kopenhagen, 1842.

3) ESCHRICHT, „Anatomisk-physiologiske Undersögelser over Salperne". Schr. d. kgl. dän. Gesellsch. d. Wiss. nath. u. math. Abh. VIII, 1841. Deutscher Auszug in Isis von OKEN, 1842, p. 467.

mehrung durch Knospung, das der Trematoden und Athropoden Parthenogenese sei. Man hat dann die Form des Generationswechsels, bei welcher, wie bei Salpen, Fortpflanzung durch befruchtete Eier und Knospung abwechseln, als Metagenese, die, bei welcher Entwickelung aus befruchteten und parthenogenetischen Eiern sich ablösen, als Heterogonie bezeichnet. Als eine dritte Art des Generationswechsels könnte man den Saisondimorphismus der Spinnen und Schmetterlinge und die cyklische Entwickelung von Ascaris nigrovenosa hinzufügen, welche dadurch charakterisiert sind, daß die beiden verschieden gestalteten Generationen, welche einander folgen, in gleicher Weise aus befruchteten Eiern hervorgehen.

Gegen die anscheinend so fest begründete Auffassung der Entwickelung der Salpen als Generationswechsel ist in neuerer Zeit von mehreren Seiten Widerspruch erhoben worden. Er beruht auf einer eigentümlichen Auffassungsweise des Vorganges, durch welchen die Salpenkette an dem aus dem befruchteten Ei stammenden Embryo sich bildet [1]). Die neueren [2]) Untersuchungen über die Knospung der Salpen haben uns auch mit den Details des Prozesses bekannt gemacht, so daß über die Thatsachen Unklarheit nicht herrschen kann; ebensowenig aber auch, wie ich hier nachzuweisen hoffe, über ihre Deutung.

Die Knospung beginnt während der Embryonalentwickelung der Solitärform an der ventralen Seite hinter dem Ende des Endostyl. Die Anlage setzt sich aus Derivaten aller drei Keimblätter zusammen: aus einer Ausstülpung der ektodermalen Leibeswand, einem entodermalen Fortsatz des ventralen hinteren Kiemendarmes und einer mesodermalen Zellmasse, welche den dazwischen gelegenen Hohlraum, eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle des Embryo, erfüllt. Das eingewanderte Mesoderm läßt sich für's erste von dem benachbarten bindegewebsartigen Mesenchym des Embryo histologisch nicht unterscheiden, hat aber die Fähigkeit

---

1) Ich gehe hierbei von der Voraussetzung aus, dafs sich die embryonale Entwickelung der Salpen, selbst wenn sich Salensky's Beobachtungen (Mitteilung. d. zool. Station Neapel, Bd. IV, 1883) bestätigen sollten, auf eine typische, wie wir sie sonst überall finden, wird zurückführen lassen und dafs die Verschiedenheiten rein cenogenetischer Natur sind.

2) Seeliger, „Die Knospung der Salpen". Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX, 1885. Brooks, „The anatomy and development of the Salpa-chain". Stud. from Biol. Lab. Vol. III. Baltimore, 1886.

embryonaler Zellen bewahrt und bildet sich weiterhin zu den verschiedensten Organen und Geweben um. Sehr bald sondert es sich in der Knospenanlage in vier Stränge: einen neuralen, zwei laterale und einen hämalen; dazwischen zerstreut liegen einzelne Mesenchymzellen.

Die Knospenanlage wächst in die Länge und wird zum Stolo prolifer. Dieser teilt sich in eine Anzahl aufeinanderfolgender Stücke oder Segmente, welche nach rechts und links hin auseinanderweichen und die biseriale Anordnung der Salpenkette erzeugen, indem jedes Segment zu einer Kettensalpe sich ausbildet. Am distalen Ende lösen sich die ausgebildeten Tiere ab, unmittelbar an der Solitärform bleibt das zu weiterer Teilung und Entwickelung fähige Zellmaterial liegen. Hier erfolgt die Neubildung der Knospen, ähnlich wie bei der Strobilation der Bandwürmer hinter dem Kopf die jungen Proglottiden sich bilden oder wie der Scyphopolyp die Ephyramedusen hervorgehen läßt. Nur ist bei Salpen die Altersreihe keine kontinuierliche, sondern es lassen sich nur drei Regionen unterscheiden, innerhalb welcher alle Individuen auf gleicher Ausbildungsstufe angetroffen werden.

Was die Entstehung der Organe der Kettensalpen aus den Gebilden des Stolo anbelangt, so will ich mich hier darauf beschränken, zu erwähnen, daß aus dem Ektoderm die ektodermale Hautschicht, aus dem Entodermrohr der gesamte Verdauungstraktus mit seinen Drüsenanhängen hervorgehen. Im Mesoderm bilden sich aus dem Neuralrohr das gesamte Nervensystem der Kettensalpen, aus den Seitensträngen die Kloake, das Herz und die Muskulatur, aus dem hämalen die Geschlechtsorgane. In jeder Kettensalpe befindet sich nur ein Ei, mit Ausnahme der Salpa zonaria, die vier Eier zur Reife bringt, aber eine ungeheuere Masse von Spermatozoen. Die Eier reifen vor der definitiven Ausbildung der Spermatozoen, so daß Selbstbefruchtung der Hermaphroditen ausgeschlossen ist. Da alle Individuen einer freischwimmenden Kette fast ganz gleichalterig sind, befruchten sie sich wohl auch niemals untereinander.

Es erscheint diese Art der Entwickelung der Organe im höchsten Grade auffallend, wenn wir sie mit den Vorgängen vergleichen, welche sich bei der Embryonalbildung abspielen. Wir müssen dabei auf Pyrosomen, Dolioliden und Ascidien verweisen, weil die Embryonalentwickelung der Salpen selbst nach Salensky's Untersuchungen höchst seltsam zu verlaufen scheint. Durch das Wesen der Knospung ist es bedingt, daß sie der Embryonal-

entwickelung gegenüber verkürzt erscheint. Alle die ersten Stadien, welche bei dieser von der einzigen Zelle des befruchteten Eies an bis zur Bildung der Keimblätter führen, sind bei jener in Wegfall gekommen, und es setzt die Entwickelung gleich mit einem dreiblätterigen Stadium ein. Dann aber finden wir, daß bei der Knospung eine Anzahl von Organen sich aus den embryonalen, indifferenten Zellen des Mesoderms aufbauen, die in der Embryonalentwickelung aus dem Ektoderm sich bilden. Es sind dies das Nervensystem und dann die Peribranchialräume resp. Kloake, welche zur Kiemenbildung Veranlassung geben. Darnach scheint das Ektoderm des Stolo prolifer histologisch bereits so bestimmt differenziert zu sein, daß es sich zu wesentlich anders funktionierenden Geweben nicht mehr umbilden und nur zum Hautepithel der Knospen werden kann. Wir werden später diese außerordentliche Umbildungsfähigkeit des Mesoderms verstehen lernen.

Aus diesen Thatsachen geht zur Genüge hervor, daß die aus dem befruchteten Ei entstandene Form sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzt und daß die Kettensalpen eine Folgegeneration jener darstellen.

Die Auffassung TODARO's[1]), daß die Kettensalpen jüngere Geschwister der Solitären seien, erscheint als gänzlich unbegründet, wenn der Begriff einer Generationsfolge überhaupt aufrecht erhalten werden soll. Der Zusammenhang zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen muß natürlich durch eine lebendige, vom Muttertiere herstammende Substanz vermittelt werden. In der geschlechtlichen Fortpflanzung ist es stets nur eine einzige, meist der Befruchtung bedürftige Eizelle; hier bei der Knospung sind es Derivate aller drei Keimblätter, aus welchen die Folgegeneration sich aufbaut. Übrigens wurde TODARO zu seiner Ansicht durch seine irrtümlichen Beobachtungen verleitet, welche ihn glauben ließen, daß die gesamte Salpenkette aus einer einzigen Zelle der Solitärform hervorgehe. Bei logischer Schlußweise hätte allerdings aus dieser vermeintlichen Thatsache seine theoretische Auffassung der Salpenentwickelung nicht gewonnen werden können.

Ebensowenig gerechtfertigt erscheint eine ähnliche, in zahlreichen Schriften geäußerte Ansicht von BROOKS[2]), welche eben-

1) F. TODARO, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe." Roma, 1875.

2) BROOKS, „The development of Salpa." Bul. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College", 1876. — „Über die Embryologie

falls das Vorkommen eines Generationswechsels bei Salpen in Abrede stellt und nur sexuellen Dimorphismus anerkennt [1]). Ihm ist die Solitärform das Weibchen, die Kettenform das Männchen. Das Weibchen aber bringe die Eier, aus denen wieder die Solitärform entstehe, nicht in seinem eigenen Körper zur Reife, sondern lege dieselben in die Männchen hinein, so daß also die Kettensalpen nur scheinbare Zwitter seien. Die weibliche Natur aber der Solitärform gründet Brooks darauf, daß in manchen Fällen bereits beim Einwandern des Mesoderms in die Stolohöhle einzelne Eizellen sich erkennen lassen.

Ich kann jedoch nicht Brooks' Schlußfolgerungen für zwingend erachten. Denn es erscheinen keineswegs die Eier der Kettensalpen bereits im Embryo definitiv ausgebildet, sondern sie sind bis unmittelbar vor der Befruchtung in steter Umbildung begriffen, wie die Mutterzellen der Hoden und die somatischen Zellen im Mesoderm des Stolo. Und wie man z. B. den Hoden oder auch die Athemhöhle der Kettensalpe als dieser angehörende Organe ansieht, obwohl sie naturgemäß Folgegenerationen embryonaler Mesodermzellen sind oder aus einem bestimmten Teile der Athemhöhle des Embryo sich bildeten, muß auch der Eierstock, dessen Umbildungen aus dem embryonalen Zellstrang nur quantitativ verschieden sind, von den Veränderungen, welche der männliche Geschlechtsapparat oder die Athemhöhle erfahren, als ein Organ der Kettenform angesehen werden. Da aber aus der gleichen Anlage, aus welcher das Ovarium sich bildet, auch der Hoden der Kettenform entsteht, erscheint es geradezu nur der Spekulation zu Liebe, wenn Brooks diesen als der Kettenform, jenes der Solitärform zugehörig betrachtet. Bei konsequenter Anschauungsweise müßte er die Solitärform als hermaphroditisch, die Kettenform als ungeschlechtlich ansehen.

---

von Salpa". Arch. f. Natg., Bd. 42, 1876. — „The origin of the eggs of Salpa". Studies from Biol. Lab. Vol. II, Baltimore 1882. — „Is Salpa an exemple of alternation of générations?" Nature, Vol. XXX. — „The anatomy and development of the Salpa-Chain." Stud. f. Biol. Lab. Vol. III. Baltimore, 1886.

1) Aus Brooks' letzter Arbeit scheint mir hervorzugehen, dafs er auch jetzt noch Todaro's Geschwisterlehre der Salpengenerationen festzuhalten geneigt ist, denn er sagt p. 472: „It will also be noticed that the egg-embryo or solitary Salpa is a member of the series, and that the only essential difference between it and the other members of the chain is its more rapid growth."

So meine ich also, daß die alte Lehre vom Generationswechsel der Salpen gerade in den neueren Arbeiten über die Salpenknospung eine feste Stütze erfahren hat und nunmehr als sicher angesehen werden darf.

Es entsteht jetzt aber die Frage, wie wir uns den Generationswechsel entstanden zu denken haben. Von vornherein wird man darauf verzichten müssen, für all die verschiedenen Formen des Generationswechsels, ja selbst für die verschiedenen Arten der enger umgrenzten Metagenese im Tierreich eine einheitliche phyletische Entstehung feststellen zu wollen. Es haben sich ähnliche Erscheinungen im Entwickelungsleben eben mehrmals in den verschiedenen Tierstämmen selbständig herangebildet. Die phyletisch ältesten Tunikaten, die Appendicularien, und auch die großen solitären Ascidien entwickeln sich ausschließlich hypogenetisch. Aus dem befruchteten Ei entsteht direkt oder durch Metamorphose mit einem geschwänzten Larvenstadium die geschlechtsreife Zwitterform, welche sich auschließlich geschlechtlich fortpflanzt und eine ihr selbst ähnliche Generation erzeugt. Der Generationswechsel ist also sowie die Knospung im Tunikatenstamm selbständig aufgetreten.

Mehrfach bereits sind Versuche gemacht worden, die Frage nach der Entstehung des Generationswechsels zu beantworten. Leuckart [1]) faßt den Generationswechsel als eine Arbeitsteilung auf dem Gebiete des Fortpflanzungslebens auf, bei der die beiden Hauptarten der Vermehrung, die geschlechtliche und ungeschlechtliche, auf verschiedene Individuen und Generationen verteilt seien.

Einen ähnlichen Standpunkt vertritt Claus [2]). In der letzten Auflage seines Lehrbuches entwickelt er seine Ansicht in folgenden Worten: „Wo Amme und Geschlechtstier, wie bei den Salpen, morphologisch einander gleich stehen, dürfte sich die Metagenese (ähnlich wie Trennung des Geschlechtes aus dem Hermaphroditismus) auf dem Wege der Arbeitsteilung aus ursprünglich gleichgestalteten Geschlechtstieren, welche zugleich Knospen produzierten, entwickelt haben. Es war für die Entwickelung der regelmäßigen Knospenkette am Stolo prolifer von Vorteil, daß an den dieselbe

---

1) Leuckart, „Über den Polymorphismus oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur". Gießen, 1851. — „Zoologische Untersuchungen. II. Salpen und Verwandte". Gießen, 1854.

2) Claus, „Lehrbuch der Zoologie". 4. Aufl. Marburg, 1887 p. 111.

produzierenden Individuen die geschlechtliche Zeugung unterdrückt und die Fortpflanzungsorgane bis zum schließlichen Schwunde der Anlagen rückgebildet wurden, während die zu Ketten vereinigten Individuen ihre Geschlechtsorgane frühzeitig zur weiteren Ausbildung brachten, dagegen die Anlagen zum Stolo prolifer völlig rückbildeten."

Auch GROBBEN[1]) schloß sich der LEUCKART'schen Auffassung an. Es ist gewiß ein wichtiges Argument für den Dimorphismus der Generationen, wenn er in Bezug auf Doliolum sagt: „Alle Unterschiede zwischen Geschlechtstier und Amme ergeben sich aus dem Vorhandensein des Stolo prolifer und der damit dem Tiere erwachsenden Last."

Darnach hätten wir uns also vorzustellen, daß bei den Salpen die ursprünglich gleichen Generationen (jetzt A u. B) die Fähigkeit besessen haben, sich sowohl geschlechtlich als ungeschlechtlich zu vermehren, daß Generation A die erstere, B die letztere Fortpflanzungsweise eingebüßt habe. Es wird aber durch eine solche Annahme der Generationswechsel nur von einer Entwickelungsweise abgeleitet, welche im Grunde genommen fast ebensowenig verständlich ist wie jene selbst.

SALENSKY[2]) bringt die Metagenese der Salpen zur Metamorphose in Beziehung. Es läßt sich aber eine bestimmte Vorstellung aus seinen Publikationen nicht gewinnen, wie er sich die Entstehung des Generationswechsels aus der Metamorphose denkt. Meiner Meinung nach läge nur die eine Möglichkeit vor, daß nämlich LEUCKART's[3]) Anschauungsweise der Cestodenentwickelung auf die Salpen Anwendung fände. Man wird aber vergeblich versuchen, die für Bandwürmer giltigen Verhältnisse hier nachzuweisen.

Obgleich ULIANIN[4]) auf p. 114 seines Werkes sich für SALENSKY's Ansicht erklärt, entwickelt er dennoch auf den fol-

---

1) GROBBEN, „Doliolum und sein Generationswechsel." Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. IV, 1882, p. 81.

2) SALENSKY, „Über die Entwickelung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen." Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. XXX, Suppl. 1878.

3) LEUCKART, „Die Parasiten des Menschen." 2. Aufl., I. Bd., p. 489 u. fg.

4) ULIANIN, „Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel." Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. X. Monographie. Leipzig, 1884.

genden Seiten eine andere Auffassung, die mit der von Balfour[1]) geäußerten ziemlich übereinstimmt, daß nämlich „der Generationswechsel durch eine Komplikation des Prozesses der Fortpflanzung durch Knospung entstanden sei.“ Die Knospung aber führt er auf embryonale Teilung oder Doppelbildung zurück.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Entstehung des Generationswechsels der Salpen handelt es sich darum, zu zeigen, wie diese cyklische Entwickelung aus einer rein hypogenetischen sich entwickelt habe, wie sie sich gegenwärtig noch bei den Appendicularien, den an der Wurzel des Tunikatenstammes stehenden Formen, und den solitären Ascidien findet. Wie sich aus dem Nachfolgenden ergeben wird, fällt die Frage nach der Entstehung der Metagenesis nahezu zusammen mit der nach dem Ursprung und Wesen der Knospung. Diese hat aber bei Salpen mit embryonaler Doppelbildung nichts zu thun.

Wir haben oben die Vorgänge bei der Salpenknospung kennen gelernt. Die entodermalen Zellen am hintersten Endostylende besitzen die Fähigkeit, sich rege zu teilen und den Verdauungstraktus der Kettenformen zu bilden; die Ektodermzellen dieser Region leisten wenig mehr als die übrigen Ektodermzellen der Solitären in Bezug auf histologische Umbildung, nur sind sie außerordentlich wachstums- und teilungsfähig, denn sie bilden die großen Flächen der ektodermalen Hautepithelien aller Kettensalpen und den äußeren Cellulosemantel, der wohl auch bei anderen Tunikaten zeitlebens vom Ektoderm sich neubilden kann. Ganz unverständlich aber blieb uns die bedeutende histologische Umbildungsfähigkeit der mittleren Schicht, welche sich zu Organen umbildete, die sonst in der Embryonalentwickelung aus anderen Keimblättern ihre Entstehung nehmen.

Diese Verhältnisse finden ihre Erklärung, wenn wir die Knospungsvorgänge bei anderen Tunikaten, speziell bei Pyrosomen, die ich im Anschluß an Grobben[2]) aus von diesem erörterten und anderen Gründen als die Ausgangsform für Dolioliden und Salpen betrachtet habe[3]), zur Vergleichung heranziehen.

Bei Pyrosoma entsteht nach Kowalevsky's[4]) Untersuchungen

---

1) Balfour, „Handbuch der vergl. Embryologie“, II, p. 31 fg.

2) Grobben, „Doliolum und sein Generationswechsel.“

3) Seeliger, „Die Entwickelung der socialen Ascidien.“ Jen. Zeitsch. f. Naturw. XVIII, 1885, Sepabdr., p. 104 u. fg.

4) Kowalevsky, „Über die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, 1875.

aus dem einzigen Ei, das sich meroblastisch, discoidal furcht, eine dem Dotter aufliegende Keimscheibe. An derselben lassen sich bald die beiden Keimblätter und dazwischen gelegene Mesenchymzellen unterscheiden. Später ziehen durch die ganze Länge des Keimes hindurch zwei dem Ektoderm entstammende Peribranchialröhren und die mesodermale Perikardialröhre. Auf den vorderen Abschnitt beschränkt, erscheint das Nervenrohr, jedoch entwickelt sich auch im hinteren Theil sehr bald auf eine noch nicht festgestellte Weise ein zweites Nervenrohr. Diese vollständig einheitliche Anlage zerfällt in fünf Abschnitte. Der erste unterscheidet sich von den hinteren durch den Besitz des ursprünglichen Nervenrohres, sonst finden sich in allen die gleichen Theile wieder, die im vorhergehenden Stadium in kontinuierlichem Zusammenhange miteinander gestanden. In Bezug auf die weitere Entwickelung verhalten sich die Abschnitte verschieden. Der vorderste wird zum Cyathozooid, das später eine Rückbildung erfährt, die vier hinteren zu den Ascidiozooiden, welche die vier ersten Individuen der Kolonie darstellen. Nach den Angaben von KOWALEVSKY hätten wir also in der Bildung der vier ersten Ascidiozooide eine wirkliche Teilung auf früher embryonaler Entwickelungsstufe vor uns. Schon im Momente ihrer Entstehung enthalten die Ascidiozooide fast alle späteren Organe angelegt, genau in gleicher Weise wie das Cyathozooid.

Mit dieser „Knospung" der Ascidiozooide am Cyathozooid läßt sich die der Salpen nicht vergleichen, denn nur undifferenzierte Derivate der drei Keimblätter bilden die Knospen in welchen ganz selbständig Peribranchialröhren und Herz sich entwickeln. Wohl aber findet die Salpenknospung ihr Homologon in den nun folgenden ungeschlechtlichen Fortpflanzungsakten [1]) der Ascidiozooide.

Die Knospung an den vier ersten Ascidiozooiden [2]) verläuft in ganz gleicher Weise wie bei den Salpen. Indifferentes mesodermales Zellmaterial tritt in die Stolohöhle über, während eine Partie solchen Materiales in den ersten Ascidiozooiden zurückbleibt. Erst in älteren Stöcken lassen sich die Geschlechtszellen histo-

---

1) In einer demnächst erscheinenden Arbeit „Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen" habe ich die Vorgänge bei der Knospung ausführlich auseinandergesetzt.

2) Ich habe im zoologischen Museum zu Königsberg junge Kolonien von Pyrosoma atlanticum untersuchen können, welche von CHUN in gröfseren Tiefen (bis 1200 Met.) bei Capri und Ischia gefischt worden waren, und das erste Auftreten der Knospung zeigten.

logisch mit Sicherheit erkennen, dann aber auch schon in den jüngsten, eben in Bildung begriffenen Knospen. Da hat es sich schon längst gezeigt[1]), daß einem jeden der ganz gleichartigen Individuen des Stockes die Fähigkeit sowohl geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Vermehrung zukommt.

Untersucht man an einem jungen Tier die Stelle, an welcher in kurzer Zeit die Knospe äußerlich sichtbar auftreten wird, so findet man die Teile, welche zur ungeschlechtlichen Vermehrung verwendet werden, bereits erkennbar. Es sind Derivate aller drei Keimblätter, welche in die Knospe übergehen: erstlich ein entodermaler Fortsatz des Kiemendarmes, sodann das Ektoderm, das sich an der hinteren ventralen Stelle später ausbuchtet, und drittens eine mesodermale Zellgruppe, welche dorsalwärts vom Entodermfortsatz liegt. In dieser letzteren ist auf das deutlichste eine große Zelle mit bläschenförmigem Kern erkennbar, die, wie es sich aus der weiteren Entwickelung ergiebt, eine Eizelle ist. Bevor sich die Knospenanlage hervorwölbt, teilt sich die mesodermale Zellgruppe in zwei Teile. Der eine, der die Eizelle enthält, bleibt im Muttertiere zurück und zerfällt bei reichlicher Zellvermehrung wieder in zwei Teile: einen rechten, der die Eizelle enthält, und einen linken. Der rechte wird zum Eierstock d. h. zum einzigen Ei mit Follikel und Eileiter, der linke zum Hoden. Der ventrale Teil der mesodermalen Zellgruppe aber, in dem sehr bald ebenfalls eine zunächst kleinere Eizelle zu erkennen ist, geht in die Stolohöhle über, um sich wie bei Salpen in die vier Stränge aufzulösen. An dem distalen Teil des hämalen Eierstockstranges wiederholt sich dann später der gleiche Prozeß, den ich eben für die mesodermale Zellgruppe beschrieben habe, wenn die einzelnen Tiere, die aus dem segmentalen Zerfall der Stolo prolifer entstanden sind, sich selbst zur Knospenbildung anschicken.

Daraus ergiebt sich der sichere Schluß, daß das Mesoderm, das die Stolohöhle erfüllt, ein Teil des Geschlechtsapparates des Muttertieres ist. Dieses bringt ja nur ein einziges Ei zur Entwickelung, ein Verhältnis, das keineswegs ursprünglich sein kann, weil dann die Fortpflanzung nicht ausreichen würde, um die Art vor dem Aussterben zu sichern, das sich aber daraus erklärt, daß eben der andere Teil des Geschlechtsapparates in anderer Weise, nämlich bei der Knospenbildung, zur Verwendung gelangt.

---

1) Huxley, „On the Anatomy and Development of Pyrosoma." Linn. Trans. Vol. XXIII, 1860.

Damit ist aber auch die Erscheinung erklärt, die uns bei Salpen so unverständlich war: die außerordentliche Umbildungsfähigkeit des embryonalen Mesoderms im Stolo. Die Geschlechtszellen besitzen ja potentia eine jede die Fähigkeit, sich zu einem vollständigen Tier und also zu allen Geweben umzubilden; hier bethätigen sie diese Fähigkeit nur zum Teil in der Bildung des Nervensystems, der Peribranchialräume u. s. w.

Während aber bei Pyrosomen nur ein Teil des ursprünglichen Geschlechtsapparates als Mesoderm in den Stolo übergeht, thut dies bei den Salpen das gesamte Organ der Solitärform und damit ist die Erscheinung des Generationswechsels eingeleitet. So ließ sich aber auch bei Salpen nicht mehr der Nachweis führen, daß das Mesoderm des Stolo nichts weiter sei, als der in bestimmter Weise verwertete Geschlechtsapparat der ursprünglich noch ausschließlich geschlechtlich sich fortpflanzenden Solitärform, und wir mußten uns begnügen, ein indifferentes, embryonales Mesoderm zu konstatieren. Ich muß Kleinenberg [1]) ganz Recht geben, wenn er die Annahme eines solchen embryonalen Materiales, das im tierischen Organismus zu verschiedenen weiteren Bildungen disponibel bliebe, für nicht gerechtfertigt hält und die Zurückführung von phyletisch später aufgetretenen Organen auf phyletisch ältere fordert.

Der typische Generationswechsel der Salpen zeichnet sich aber noch durch ein zweites Moment aus: den Dimorphismus der Generationen. Ich glaube ihn mit Grobben auf die verschiedenen Leistungen zurückführen zu müssen, die die aufeinanderfolgenden Generationen auszuführen haben. Dazu kommt als Zweites die außerordentlich verschiedene Art und Weise, in welcher sich die Kettensalpen dicht gedrängt aus dem Stolo prolifer und andererseits die Solitärformen aus dem einzigen befruchteten Ei im Muttertiere geschützt entwickeln.

Wenn ich es nunmehr als sicher betrachten darf, daß bei der Knospung der Geschlechtsapparat des Muttertieres mit in Verwendung kommt, der dem Geschlechtsapparat der ursprünglich noch solitären, ausschließlich geschlechtlich sich vermehrenden Stammform, also auch dem der Appendicularien, gleichwertig ist, so fragt es sich dann, ob die alte Deutung als Generationswechsel bestehen bleibt.

Fast könnte es scheinen, als sei die hier vertretene Auffassungs-

---

1) Kleinenberg, „Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus." Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1886.

weise der Salpenentwickelung von der BROOKS' nicht wesentlich verschieden, obwohl ich mich oben zu ihr in scharfen Gegensatz gestellt habe. Ich stimme mit ihm darin überein, daß ich den Geschlechtsapparat, der der Solitärform ursprünglich zugekommen sein muß, nicht einfach verloren gehen, sondern auch gegenwärtig noch von Bedeutung für die Fortpflanzung sein lasse. Nach BROOKS ist der Eierstock der Solitären identisch mit der Summe der einzelnen Eier der Kettensalpen, während nach meiner Auffassung der Geschlechtsapparat bei der Knospung in eigentümlicher Weise, wie eben die Beobachtungen lehren, verbraucht wird zur Bildung des Nervensystems, der Muskulatur, der Peribranchialröhren, des Herzens, des gesamten Mesenchyms und des Zwitterapparates der Kettensalpen. In diesem letzteren erst bildet sich das Ei, welches zum Embryo wird, der also nicht die direkte Folgegeneration der Solitären, sondern der Kettenform darstellt.

Es bleibt vollkommend zutreffend, wenn WEISMANN [1]) sagt, daß die Auffassung der Salpenfortpflanzung als Generationswechsel nur dann widerlegt sei, „wenn nachgewiesen würde, daß die im Stolo enthaltenen Eizellen in einer früheren phyletischen Periode in der Amme selbst lagen und reiften, oder kürzer, daß sie früher der Eierstock der Solitärsalpe waren und im Laufe der Entwickelung aus ihr herausgerückt sind.“ Denn die Eier, aus welchen gegenwärtig der Embryo in den Kettensalpen sich bildet, sind nicht mehr identisch mit den Eiern, aus welchen früher in der Solitärform die Embryonen entstanden, sondern sie repräsentieren Folgegenerationen jener Zellen. Es wird dies gerade durch die Thatsachen aus der Pyrosomen-Entwickelung bewiesen, wo, wenn die Anlage für den Geschlechtsapparat des Muttertieres und des Mesoderms der zukünftigen Knospen noch eine einheitliche ist, niemals neben dem einzigen erkennbaren Ei, das im Muttertiere zurückbleibt, gleichzeitig die Eier der späteren Knospengeneration auftreten. Diese differenzieren sich erst später.

Ich muß es als ein entscheidendes Moment für die Auffassung der Salpenentwickelung als Generationswechsel betrachten, wie dies schon früher SALENSKY [2]) gethan hat, als er aus dem Eierstockstrang außer Eierstock den Verdauungstraktus der Ketten-

---

1) WEISMANN, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.“ Jena 1883, p. 294.

2) SALENSKY, „Die Entwickelung der Hoden u. d. Generationswechsel der Salpen.“ p. 284 u. fg.

salpen ableiten zu können glaubte, daß aus dem ursprünglichen Zwitterapparat der Solitären eine ganze Reihe von Geweben und Organen der Knospengeneration hervorgehen und unter diesen, wie ja gar nicht anders möglich, auch die Geschlechtsorgane. Immer hängen ja die aufeinander folgenden Generationen durch eine bestimmte Substanzmenge miteinander zusammen. Ein Teil des Furchungsmateriales wird mehr oder minder frühzeitig oder spät aus der weiteren Entwickelung ausgeschieden und zu den Geschlechtsorganen der Generation verbraucht. Bei der Knospung der Salpen vollzieht sich nun eine nur kleinere Reihe von Teilungen an den Zellen des Eierstocks der solitären Form, bis die Eier der folgenden Generation (der Kettenform) erreicht sind. So konnte das Bild vorgetäuscht werden, als ob die Eier der Kettensalpe nicht ihr selbst, sondern der vorhergehenden Generation zugehörten. Es hängt dies eben damit zusammen, daß die Kettenform nicht einfach aus einer Zelle den Ursprung nimmt, sondern aus einem von vornherein dreischichtigen Gebilde, so daß also eine jede Eizelle nur einen beschränkten Anteil am Aufbau einer Kettensalpe hat.

Dieser Gegensatz wird vermindert, wenn wir uns an einige Fälle aus der embryonalen Entwickelungsgeschichte erinnern, in welchen die Geschlechtsorgane sehr früh sich anlegen. Bei einigen Dipteren [1]) erscheinen als die ersten Zellen des Blastoderms die sog. Polzellen. Im Blastulastadium sind sie an dem einen Pole deutlich gesondert zu erkennen, und später bilden sie die Geschlechtsorgane. Auch bei Moina [2]) erscheinen sehr früh, im fünften Furchungsstadium, bereits die Zellen gesondert, aus welchen der Geschlechtsapparat hervorgeht. Nicht viel später zeigen sich bei Sagitta [3]) im Gastrulastadium im Entoderm zwei große Zellen, welche später zu den Sexualorganen sich ausbilden. In allen diesen Fällen treten also, sowie in der Salpenknospung, verhältnismäßig nur wenig Zellteilungen in der Embryonalentwicklung am Ei auf, bis neuerdings die Genitalorgane gebildet erscheinen.

Und wenn nun auch in gewissen Fällen bei Salpen die späteren

---

1) Metschinkoff, Embryologische Studien an Insekten.“ Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866.

2) Grobben, „Zur Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris.“ Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Vol. II. 1879.

3) Bütschli, „Zur Entwickelungsgeschichte der Sagitta.“ Zeitsch. f. wiss. Zool. XXIII. 1873. O. Hertwig, „Die Chaetognathen.“ Jen. Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. XIV. 1880.

Eizellen der Knospengeneration bereits bei der Einwanderuug des Mesoderms in die Stolohöhle erkennbar sind, so ändert dies an der Auffassung des Generationswechsels nichts, und wir dürfen mit WEISMANN eine Rückwärtsverschiebung ihrer Keimstätte annehmen, weil in der möglichst raschen Reifung des einen Eies ein erheblicher Vorteil liegen mußte.

Ich glaube, daß damit die Lehre vom Generationswechsel der Salpen fest nnd sicher begründet erscheint und wir nunmehr in den Stand gesetzt sind, den Ursprung und den Weg zu bezeichnen, welche die cyklische Entwickelung aus der hypogenetischen genommen hat. Es ist das Auftreten der Knospung, welches bestimmend war. Das Wesen dieser haben wir in einer eigentümlichen Entwicklungsweise, die ein Teil oder der gesamte Geschlechtsapparat nimmt, feststellen können, wobei freilich auch Ektoderm und Entoderm des Muttertieres sich beteiligen, um die Tochtergeneration zu erzeugen.

Über die Ursachen, die eine derartige Verwertung des Geschlechtsmateriales hervorgerufen haben, können wir nur Mutmaßungen hegen. Sie mag aber im Zusammenhange gestanden sein mit der Entwickelung nur weniger, vielleicht (wie gegenwärtig bei Kettensalpen) nur eines einzigen Eies zu einem großen, vom Muttertiere aus ernährten Embryo, so daß die übrigen Geschlechtszellen in anderer Weise verwertet werden konnten. Daß sie nicht einfach zu Nährmaterial desorganisierten, sondern zur Knospung führten, muß mit besonderen Vorteilen für die Art verbunden gewesen sein.

ULIANIN [1]) meint, daß der Vorteil der Knospung für die Erhaltung der Art darin bestehe, daß eine größere Nachkommenschaft erzeugt werden könne. Er versinnlicht seine Auffassung durch eine Tabelle, in der er findet, daß bei den einfachen Ascidien, die sich ausschließlich auf geschlechtlichem Wege vermehren, aus dem befruchteten Ei in der vierten Generation eine Nachkommenschaft von 64, bei den Cyclomyariern und Salpen von 16384, bei Botryllus sogar von über 6 Millionen Individuen resultiert. Durch seine Deduktionen zieht aber als der Grundirrtum der, daß unberücksichtigt bleibt, daß auch die ungeschlechtliche Vermehrung sowohl Zeit als auch einen bestimmten Aufwand von Material und Kraft in Anspruch nimmt. Es ist durchaus unzulässig, die gesamte cyklische Entwickelung im Generationswechsel ohne weiteres

1) ULIANIN, „Die Arten der Gattung Doliolum." p. 116 u. folg.

der einfachen Embryonalentwickelung der hypogenetisch sich entwickelnden Tunikaten gleich zu setzen. Denn während die solitäre Form sich durch Knospung vermehrt und die Generation B erzeugt, wobei ja, wie ich gezeigt habe, der Geschlechtsapparat mit verwertet wird, könnte unter andern Umständen eine zweite Generation wieder hypogenetisch sich hervorbilden. Bei Botryllus gar vergleicht Ulianin die viermal aufeinander folgende ungeschlechtliche Vermehrung mit der einfach hypogenetischen der Ascidien, und es ist dann nur selbstverständlich, daß aus der cyklischen Entwickelung eine größere Nachkommenzahl resultieren muß als aus der hypogenetischen, ohne daß noch weitere irrige Annahmen gemacht werden müßten, wie es in jener Tabelle der Fall ist.

So einfach, wie Ulianin meint, liegen also die Verhältnisse leider nicht. Im Gegenteile läßt die Art und Weise der Knospenbildung, die uns zeigt, daß eine ganze Anzahl ursprünglicher Geschlechtszellen beim Aufbau eines Knospentieres mit Verwendung findet, eher den Schluß zu, daß durch die geschlechtliche Fortpflanzung unter sonst gleichen Umständen eine größere Zahl von Nachkommen erzeugt werden könnte als durch die ungeschlechtliche.

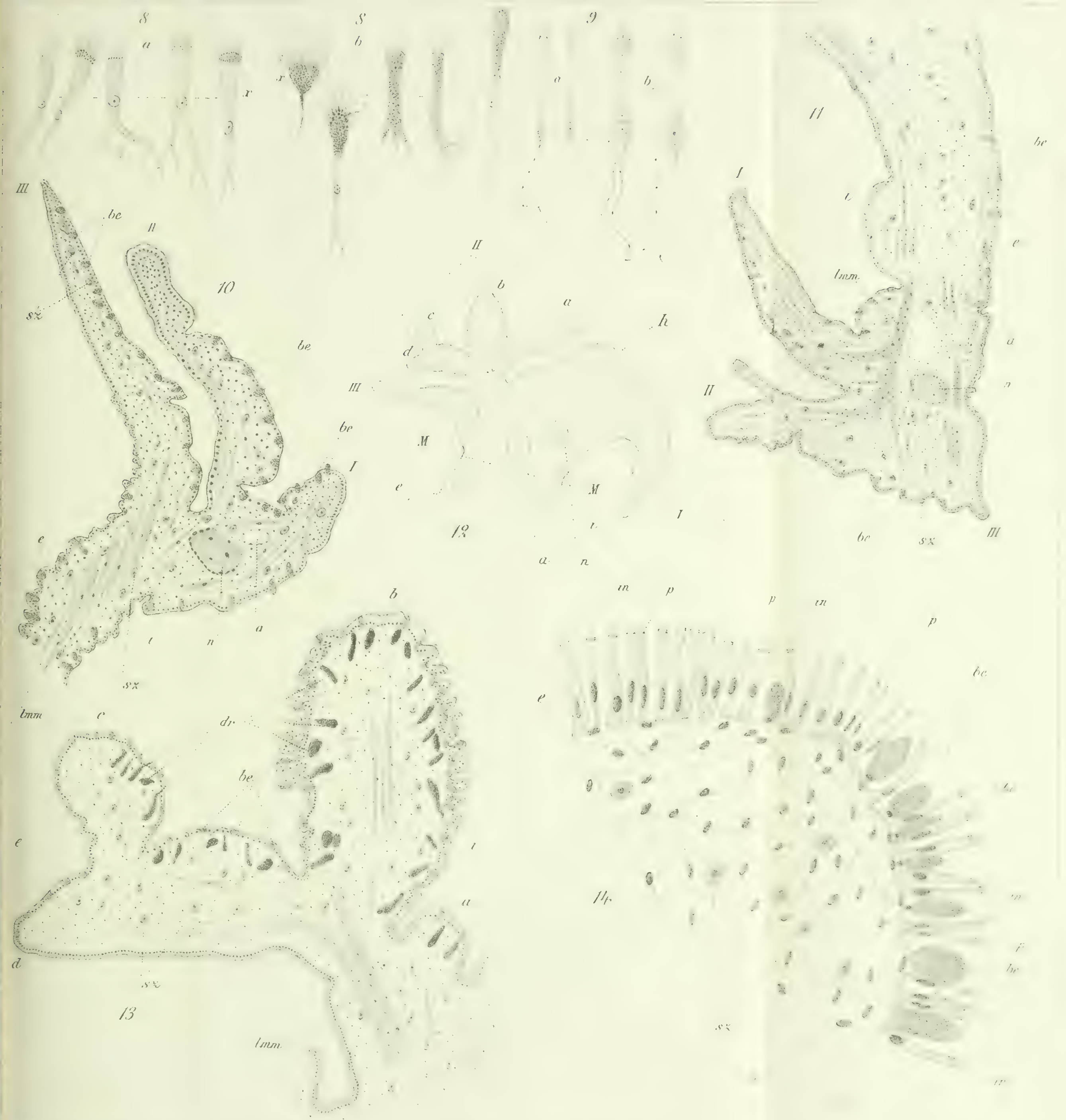
Der Vorteil des Auftretens der Knospung dürfte aber, wie ich glaube, einmal darin liegen, daß ursprünglich diese Vermehrung und Fortpflanzung von der bestimmten Zeit der Reife der Geschlechtszellen unabhängig eintreten konnte, zweitens darin, daß die Sicherheit der Entwickelung durch Knospung bei Salpen eine größere ist, d. h., daß von den Knospenanlagen eine relativ größere Zahl die definitive Ausbildung zu Geschlechtstieren erlangt als von den befruchteten Eiern. Es darf dies freilich nicht daraus geschlossen werden, daß die Zahl der Solitärsalpen im pelagischen Auftrieb gegenüber der der Kettensalpen eine verschwindend kleine ist. Vielmehr scheint es mir sich aus der Thatsache zu ergeben, daß man am Stolo prolifer alle Individuen sich gleichmäßig entwickeln sieht zu einer vollständigen Salpenkette, während in den Kettensalpen das einzige Ei sehr oft in Mißbildung angetroffen wird oder doch nur in relativ wenigen Fällen zu einer freien Solitärform mit Stolo prolifer wird.

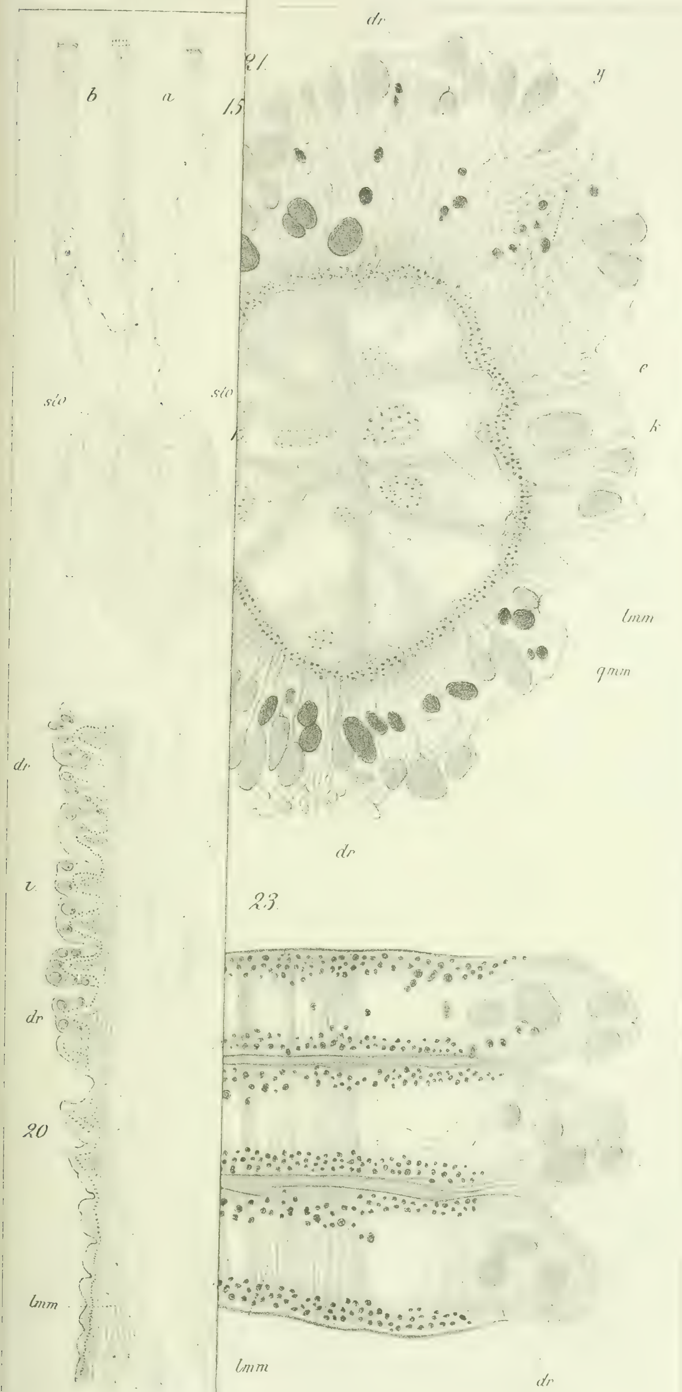
Aus den vorstehenden Erörterungen ergiebt sich demnach für die Entwickelung des Generationswechsels der Salpen aus einer ursprünglich rein hypogenetischen folgender Weg. Ein Teil des Zwitterapparates der ausschließlich noch durch befruchtete Eier

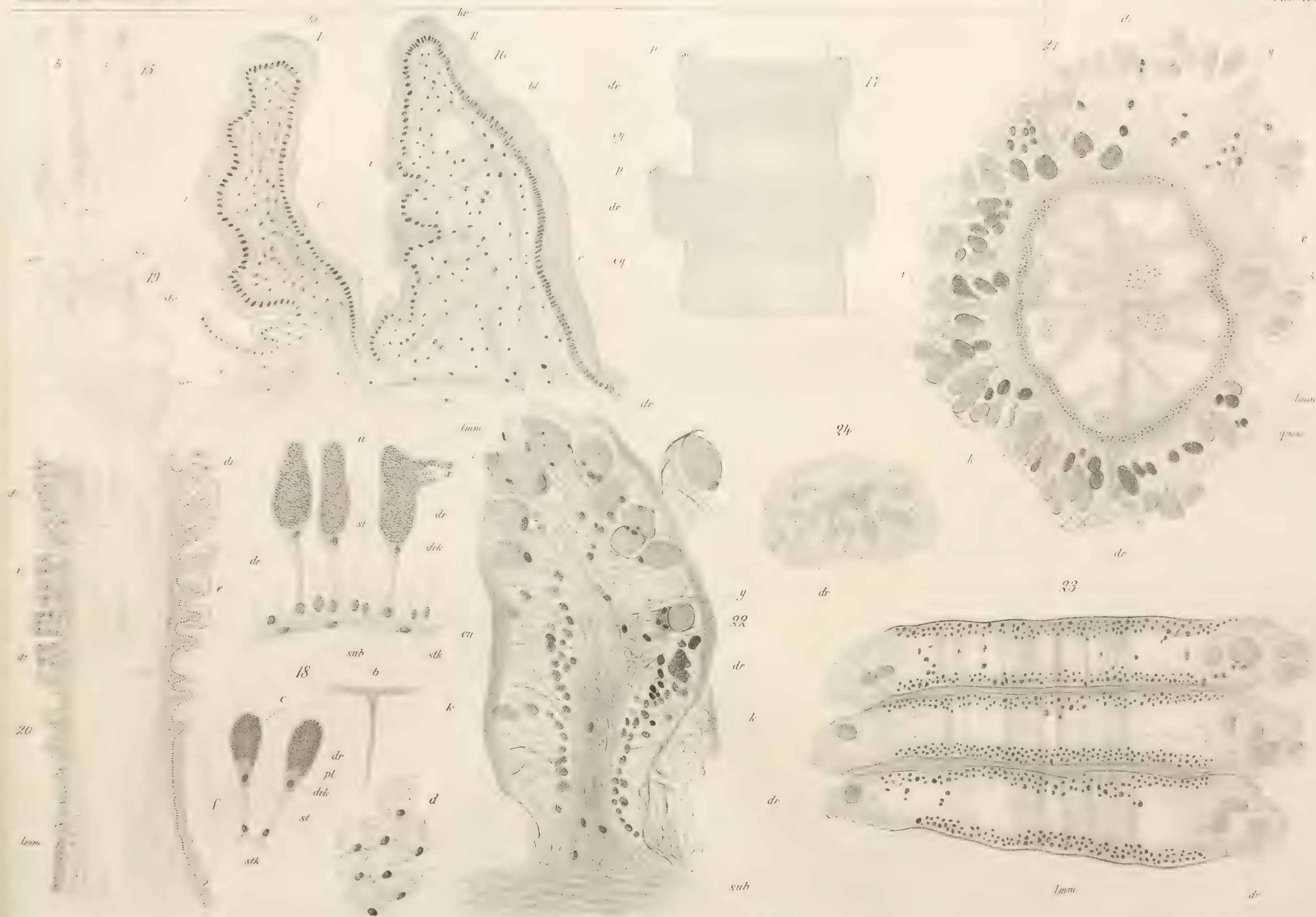
sich fortpflanzenden Vorfahrenform der Salpen erfuhr eine eigentümliche Verwertung und führte unter gleichzeitiger Beteiligung von Fortsätzen des Ektoderms und Entoderms des Muttertieres, welche an einer bestimmten Stelle embryonale Zellteilungsfähigkeit bewahrt hatten, zur Knospenbildung, während der im Muttertier zurückbleibende Teil in normaler Weise befruchtete Eier produzierte. Wie bei Pyrosomen kamen den durch Knospung entstandenen Formen wohl beide Arten der Fortpflanzung zu.

Dadurch, daß weiterhin nicht nur ein Teil, sondern der gesamte Geschlechtsapparat der ursprünglichen Solitären bei der Knospung aufgebraucht wird, scheint die Generation A, wie gegenwärtig bei den Salpen, geschlechtslos zu sein. Parallel damit dürfte auch bei sich ausbildendem Dimorphismus der Generationen der Verlust der weiteren Vermehrungsfähigkeit durch Knospen bei den ungeschlechtlich entstandenen Individuen aufgetreten sein. Wenn man die Vorgänge der Knospung bei Pyrosomen und Salpen vergleicht, so ergiebt sich, wie ich glaube, als die Ursache dafür folgende. Bei Pyrosoma zerfällt der Stolo prolifer in kaum mehr als 6 Individuen, von denen ein jedes im Eierstockstrang eine große Eizelle enthält und um dieselbe eine beträchtliche Zahl noch undifferenzierter Geschlechtszellen, welche zahlreich genug sind, um die oben beschriebene Teilung in zwei Partien einzugehen. Bei Salpen dagegen zerfällt der Stolo prolifer der Solitären in viele Hundert außerordentlich dicht aneinander gelagerter Knospentiere, in welchen nur wenige Zellen im Eierstockstrang sich vorfinden, die eben hinreichen, um ohne besondere Verspätung den Zwitterapparat zu bilden. Neben diesem finden sich aber in der Kettensalpe nicht weitere Zellen, die, wie bei Pyrosomen, imstande wären, zum Mesoderm etwa neu auftretender Knospen zu werden. Dazu kommt, daß bei der dicht gehäuften Anordnung der Salpenknospen zur Entwickelung einer folgenden Knospengeneration sowohl der Raum als die Möglichkeit ihrer Ernährung fehlt, wenn auch Ektoderm und Entoderm jenen embryonalen Charakter noch zeigen sollten, der sie zur Teilnahme an der Knospenbildung geeignet erscheinen ließe.

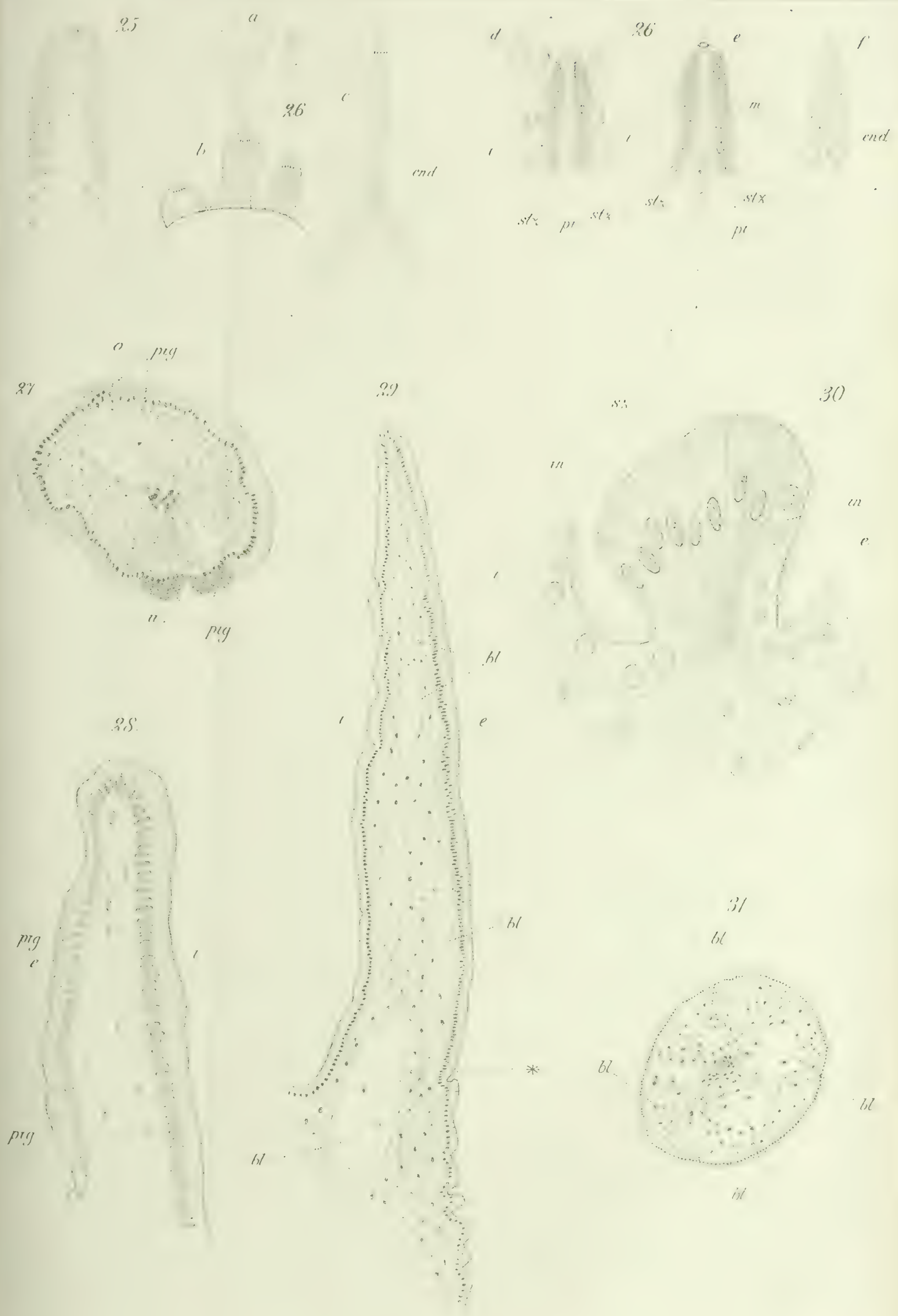

2
4.
5
6
7
pt
qmm
bas
e
sz
p
pr
di


8
a
8
b
r
9
a
b
11
I
II
III
be
e
lmm
sz
10
12
13
14
M
dr
lmm

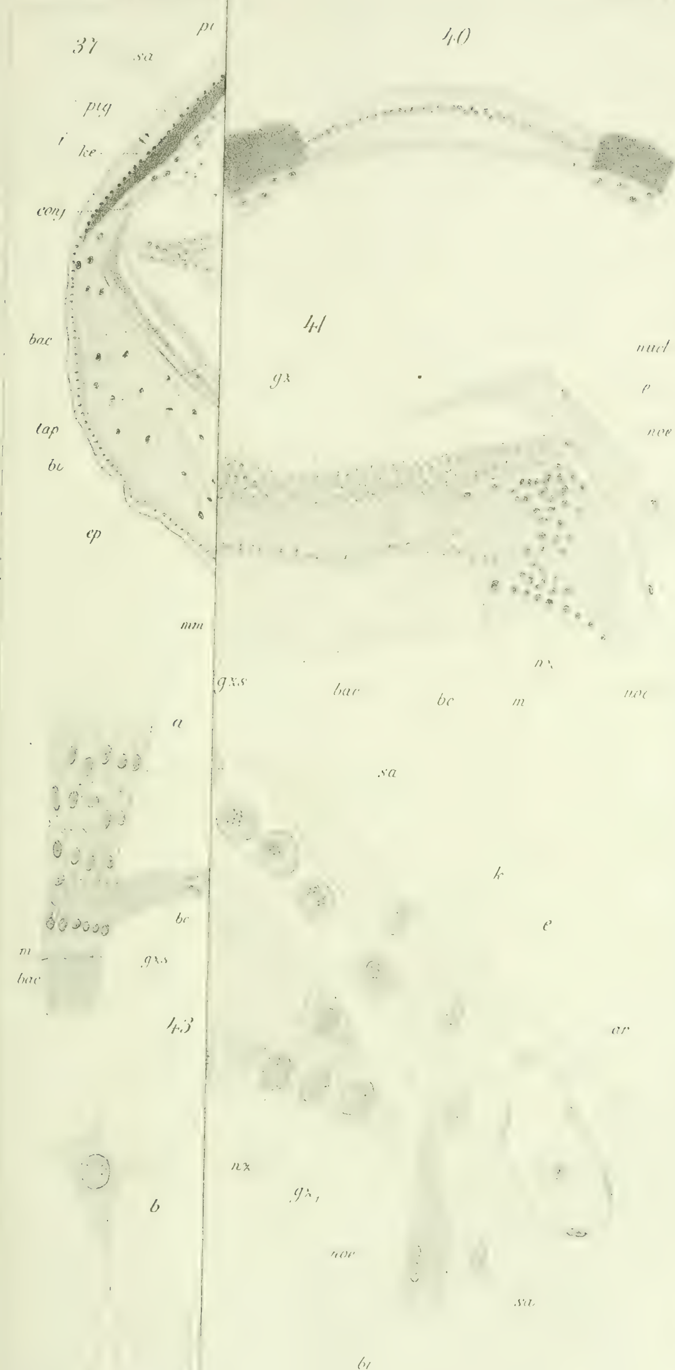

dr
21.
g
b
a
15
sio
sio
e
k
lmm
qmm
dr
dr
v
23.
dr
20
lmm
lmm
dr



Verlag von Gustav Fischer in Jena


25
a
b
c
d
26
e
f
m
end
stz
pt
o
pig
27
u
29
30
m
e
28
pig
e
bl
31
*




37
pi
sa
pig
i
ke
conj
bac
tap
bi
ep
mm
gxs
a
bc
m
bac
gxs
43
b
40
41
gx
nucl
e
noe
nx
bac
bc
m
noe
sa
k
e
ar
nx
gx,
noe
sa
bi



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Der Mantelrand der Acephalen.

Erster Teil.

Ostreacea.

Von

Dr. Bernhard Rawitz
in Berlin.

Mit Tafel XIII—XVIII und 1 Abbildung im Text.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in ihrem ersten Teile in Folgendem veröffentliche, wurden im Herbst 1886 begonnen. Zunächst an konserviertem Materiale angestellt, das ich zum größten Teile dem bereitwilligen Entgegenkommen des Herrn Dr. Hermes, des Direktors des Berliner Aquarium, verdanke, wurden dieselben an lebenden und konservierten Individuen in der zoologischen Station des Herrn Professors Dr. Dohrn in Neapel fortgesetzt. Die Munifizenz der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften hatte es mir durch Gewährung eines Reisestipendium ermöglicht, daß ich den mir vom Königlich Preußischen Unterrichts-Ministerium zur Verfügung gestellten Arbeitstisch daselbst benutzen konnte. Meinen aufrichtigen Dank dafür der Akademie auch bei dieser Gelegenheit abzustatten, will ich nicht unterlassen. Die liebenswürdige Unterstützung, die ich von den in jener Station angegestellten Herren in reichstem Maße erfuhr, sowie die Liberalität, mit der mir zur Vollendung meiner Arbeiten Herr Professor Dr. Hermann Munk die Mittel des seiner Leitung unterstellten physiologischen Laboratorium der hiesigen tierärztlichen Hochschule zur Verfügung stellte, haben mich ebenfalls zu größtem Danke verpflichtet, dem öffentlich Ausdruck zu geben mir eine angenehme Pflicht ist.

Berlin, Februar 1888.

Historische Übersicht.

Die Grundlage unserer Kenntnisse der Molluskenhistiologie bildet Bolls (1) bekannte Arbeit im Supplementheft des V. Bandes des Archivs für mikroskopische Anatomie: „Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus.“ Wenn auch diese Untersuchungen ausschließlich an Cephalopoden und Cephalophoren angestellt wurden, die Klasse der Acephalen dagegen völlig unberücksichtigt blieb, so ist doch die von jenem Forscher gegebene Einteilung der Cylinderepithelien, welche uns daraus für unsere Zwecke vorwiegend interessiert, maßgebend für Acephalen und von allen späteren Bearbeitern ausdrücklich oder stillschweigend acceptiert.

Boll unterscheidet vier verschiedene Klassen von Cylinderepithelien, deren Form in Beziehung steht zu der spezifischen physiologischen Funktion. Die erste Klasse bilden „Cylinderepithelien mit kutikularer Ausscheidung.“ Es sind dies die zahlreichsten und indifferentesten dieser Formen, „einfache, durch keine besonderen Eigentümlichkeiten weiter ausgezeichnete Cylinderepithelien, deren äußerste, der freien Fläche zugekehrte Protoplasmaschicht einen gewissen Grad der Erhärtung angenommen hat, so daß nach dieser Seite hin die Zelle durch eine feste, starke Membran gegen die Außenwelt abgegrenzt erscheint“ (l. c. p. 41). Diese Kutikula ist entweder eine ganz homogene Deckschicht, an welcher der Anteil, den die einzelnen Epithelien daran haben, nicht mehr wahrgenommen werden kann, oder aber die jeder Zelle zugehörigen Bestandteile der hautartigen Grenze sind noch mehr oder weniger deutlich zu unterscheiden. Die kutikularen Cylinderepithelien sind stets in einer einfachen Schicht ausgebreitet. An dem proximalen, also dem Bindegewebe zugekehrten Ende zeigen dieselben ausnahmslos eine mitunter sehr mächtig entwickelte „besenartige“ Ausfaserung, die kaum oder gar nicht an frischen, sehr klar aber an mazerierten Hautstücken zu sehen ist. Die zweite Klasse sind Wimperepithelien. Dieselben sollen in den Bedeckungen der Mollusken meist mehrschichtig oder doch nicht so rein einschichtig vorkommen, wie die ersteren. (Wie ich gleich hier bemerken will, um später nicht mehr nötig zu haben, darauf zurückzukommen, trifft dieser Vorbehalt Bolls für den Mantelrand und den Mantel der Acephalen nicht zu; bei dieser Klasse

sind die Epithelien stets und unter allen Umständen nur in einer Schicht angeordnet.) Die Cilien stehen auf der ganzen Oberfläche der Zellen, sind nie auf den bloßen Umkreis derselben beschränkt. An allen Wimperepithelien ist ebenso, wie bei der ersten Klasse, eine verdickte Grenzschicht vorhanden, die an den verschiedenen Körperstellen und bei verschiedenen Spezies von wechselnder Mächtigkeit ist und von den Cilien durchbohrt wird. Drittens Becherzellen. Dieselben, von enormer Größe bei Landpulmonaten, von geringerem Umfange bei Meeresbewohnern, dienen der Schleimsekretion und ähneln in allen wesentlichen Eigenschaften den gleichen Gebilden der Vertebraten. Endlich viertens Neuroepithelien. Dieselben sind an Zahl viel geringer als die übrigen Klassen und dadurch ausgezeichnet, daß sich Nervenfibrillen mit ihnen in Verbindung setzen. Auf der Kutikula dieser Zellen stehen Borstenhaare mit verbreiteter Basis auf, „ähnlich wie der Dorn auf dem Zweig", also ein Haar auf einer Zelle. Ferner erwähnt Boll noch, daß an einzelnen Stellen (Tentakeln, Mantelrand, Umgebung des Mundes, vorderer Rand des Fußes bei Gastropoden) becherförmige Organe vorkommen, die den Schmeckbechern bei Säugern und den ähnlichen Gebilden bei Fischen gleichen sollen.

Während die Boll'sche Arbeit uns einen Einblick eröffnete in die feinere Organisation der höheren Mollusken, ist die im gleichen Bande derselben Zeitschrift erschienene Abhandlung von W. Flemming (14) über „die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken" die erste, welche eine genauere histiologische Kenntnis des Mantelrandes der Acephalen ermöglichte. Flemming fand in einem lebend abgeschnittenen Stücke des gezackten hinteren Mantelrandes einer Mytilus zwischen den lebhaft schlagenden Cilien eine große Zahl starrer Spitzen hervorstehen, welche die Enden der Wimpern um die Hälfte überragten und keine Eigenbewegung besaßen. Durch geeignete Mazeration, durch welche die indifferenten Epithelien gänzlich oder fast gänzlich entfernt worden waren, gelang es ihm, diese fraglichen Gebilde so zu isolieren, daß dieselben einzeln deutlich sichtbar wurden und dennoch mit dem Grundgewebe in Zusammenhang geblieben waren. Hierin beruht ein Hauptunterschied dieser haaretragenden Zellen von den indifferenten. Ihr freies Ende bildet bei den Najaden ein Köpfchen von bald mehr langgestreckter, bald mehr kurzer Spindelgestalt; die Spindel endet am freien Pole glatt und trägt eine wechselnde Zahl glänzender Härchen. Das Köpfchen

sitzt auf einem mehr oder weniger langen Stiel auf, dessen proximales Ende eine zwiebelförmige Verdickung zeigt. Jede Zwiebel hat einen deutlichen großen Kern, in welchem meist ein größeres Kernkörperchen vorhanden und an dessen Umfange eine Anzahl kleiner glänzender Körner zu sehen ist. Proximal setzt sich die Zwiebel in einen oft sehr langen Faden fort, der, wie aus seinen Figuren (namentlich Figur 20, Taf. XXV l. c.) hervorgeht, variköse Anschwellungen zeigt. Solche Zellen haben also Ähnlichkeit mit einem am Stielende kolbig verdickten Pinsel und Flemming nennt daher diese von ihm aufgefundenen Gebilde „pinselförmige Zellen", kürzer „Pinselzellen". Dieselben unterscheiden sich von den indifferenten Epithelien, abgesehen von dem größeren Umfange der letzteren, in ganz charakteristischer Weise dadurch, daß die indifferenten an ihrem proximalen Ende die von Boll beschriebene besenartige Ausfaserung haben, daher nur locker und in relativ leicht löslicher Weise im subepithelialen Gewebe haften, während diese Ausfaserung den Pinselzellen fehlt. Letztere dagegen haben jene beschriebene kernhaltige, zwiebelförmige Anschwellung, deren proximale fadenartige Fortsetzung als Nervenendfaser zu betrachten ist, während dieses Gebilde den indifferenten Zellen abgeht. Es zeigen die Siphopapillen von Dreissena überhaupt keine Wimperzellen, nur wimperlose indifferente Epithelien, die haaretragenden sind hier ausschließlich Pinselzellen. Die Pinselzellen bei Mytilus edulis sind kleiner als bei den Najaden, das Köpfchen derselben hebt sich meist mit starker Anschwellung hervor und hat mehr kegelförmige Gestalt, die Haare sind länger und feiner als bei den Süßwassermuscheln. Die Pinselzellen der Siphopapillen bei Mya truncata zeigten merkwürdigerweise keine Härchen. Flemming glaubte diesen Mangel als ein Anpassungsphänomen ansehen zu können. „Da Mya . . . . ihren Sipho oft förmlich in Schlamm oder Sand hineinsteckt, so würden längere Haarspitzen diesen Insulten leicht zum Opfer fallen" (pg. 430)[1]. Diese Pinselzellen

---

1) Ob diese Erklärung zutrifft, möchte ich dahingestellt sein lassen. Meine Erfahrungen sprechen dagegen. Im Sommer 1886 waren im hiesigen Aquarium eine größere Anzahl von Mya arenaria angekommen. Diejenigen von den Tieren, welche nicht nach kurzer Zeit die charakteristische Haltung angenommen hatten (d. h. Vorderteil in den Sand gegraben, Sipho grad in die Höhe gestreckt), sondern noch auf dem Boden des Beckens lagen, hielten das Papillenende des Sipho stets leicht aufwärts gekrümmt und es schien mir, daß sie bei den trägen Bewegungen des Sipho es unter allen Umständen vermieden, mit dem freien Ende des-

findet Flemming in weitester Verbreitung an den freien Flächen des Acephalenkörpers und in der Haut der verschiedensten Gastropoden. Er faßt sie als Neuroepithelien auf, da eine andere Erklärung für ihre physiologische Funktion bei der tiefgreifenden Differenz, welche zwischen ihnen und den übrigen Epithelien vorwaltet, nicht möglich ist.

Der Beweis, daß „die Haarzellen die Endgebilde der sensiblen Hautnerven, die Gefühlszellen der Mollusken“, und in dem uns vorwiegend hier interessierenden Falle, der Acephalen sind, erbringt Flemming in seiner Arbeit: „Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken“ (15). Im dritten Abschnitt l. c., der über die Nerven im Mantel von Mytilus edulis und ihr Verhältnis zum Epithel handelt, zeigt er, gestützt auf Präparate, welche teils durch die Cohnheim'sche Goldmethode, teils durch Härtung in Chromkali oder in sehr starken Osmiumlösungen (2 bis 5 %) gewonnen wurden, daß die von den Hauptstämmen abgehenden feinsten Zweige sich zu jenen vorhin beschriebenen Pinselzellen begeben. In den Teilungsstellen der Nervenstämme und in dem Verlauf der Endfasern finden sich, bei den ersteren sehr zahlreich, Ganglienzellen eingelagert. An der inneren Mantelrandzacke von Mytilus — auf diesen Repräsentanten der Acephalen hat sich Flemming hier beschränkt — findet sich eine dichte Lage von Hautdrüsenzellen, die an der Spitze und am äußeren Rande fehlen. Diese Drüsen sind einzellig, „und an Schnitten, wo das Epithel noch ansitzt, sieht man aufs deutlichste, daß ihre Ausführungsgänge je in eine Becherzelle übergehen, deren in dieser Gegend immer weit mehr als an der Spitze der Zacken und Außenseite getroffen werden“ (pg. 456 l. c.).

In seiner gegen Huguenin gerichteten Polemik erwähnt derselbe Forscher (16) kurz, daß er die Taster des Mantelrandes von Anomia mit Papillen besetzt fand, die ähnlich wie bei Trochus cinerarius und bei Haliotis tuberculata, bei welch letzterer Schnecke sie Boll (1) beschrieben hat, auf einem flachen Gewebshügel aufsitzen und aus einem Bündel von langen, haartragenden Epithelzellen bestehen, welche von flachen, langstieligen Zellen bedeckt

---

selben den Sand zu berühren. Ähnliches habe ich in Neapel gesehen, wo Tellina planata und pulchella, Psammobia vespertina, Cytherea chione und andere Siphoniaten gleichfalls einer Berührung der Siphonen mit dem Boden des Wasserbeckens auszuweichen bemüht waren. Drost (9) übrigens hat bei Mya arenaria die Sinneszellen mit Haaren besetzt gefunden.

sind. Diese Gebilde sollen der Geschmacksknospe eines Säugetieres ähneln.

In der letzten Arbeit endlich, die Flemming über Molluskenhistiologie veröffentlicht hat (17), teilt er mit, daß außer bei Anomia auch bei Pecten „die massenhaften „Tastfäden“ am Mantelrand reichlich mit Wärzchen besetzt sind, die etwa dieselbe Länge, und wie mir einige Isolationsversuche hinreichend zeigten, jedenfalls in der Hauptsache den gleichen Bau haben, wie die beschriebenen“ (pg. 144). D. h. auch bei Pecten kommen Organe vom Bau der Schmeckbecher der Vertebraten vor.

In dem Prachtwerke von Meyer & Möbius, „Fauna der Kieler Bucht“ (30), sind auf verschiedenen Tafeln von Corbula gibba, Cardium fasciatum, Cardium edule, Solen pellucidus die Mantelrandcirren mit Haarbüscheln abgebildet, bei Cardium edule noch die von Will beschriebenen Augen. Also auch hier sind die zum Tasten dienenden Organe mit Gebilden besetzt, wie sie Flemming als Pinselzellen kennen gelehrt hat.

Die nächste Arbeit, deren ich an dieser Stelle zu gedenken habe, ist die von Sharp (43): „On the visual organs in lamellibranchiata.“ Es ist das eigentlich mehr eine Sammlung verschiedenartigster Tagebuchnotizen, als eine geschlossene Abhandlung. Skizzierend die Ergebnisse seiner an mehreren Muschelarten hinsichtlich des etwaigen Vorkommens von Augen angestellten Untersuchungen, wobei er die Augen von Pecten in einer der Bedeutung dieser Gebilde keineswegs entsprechenden Weise behandelt, kommt Sharp schließlich dazu, in fast jeder harmlosen pigmentierten Zelle, deren kutikularer Saum nur einigermaßen stark entwickelt und hell ist, ein augenähnliches Gebilde zu sehen. Der Fehler dieser Skizzen, der ihren wissenschaftlichen Wert völlig illusorisch macht, ist derselbe, den Flemming (16) an den Untersuchungen von Huguenin mit Recht gerügt hat, nämlich der völlige Verzicht auf Isolationen. Dadurch hat sich Sharp selber eines Hauptkriterium für die Würdigung seiner Schnittbilder beraubt und hat es allen Nachuntersuchern — wenigstens ist es mir so gegangen — fast unmöglich gemacht, zu erkennen, was er eigentlich gesehen hat, und zu begreifen, mit welchem Rechte er Pigmentzellen optische Funktionen zuschreibt bei Tieren und an Stellen, wo gelungene Mazerationen nur indifferente und haaretragende Epithelzellen zeigen. Ein fernerer Fehler dieser Skizzen ist der, daß Sharp immer nur einzelne Stellen des Mantelrandes der betreffenden Tiere untersucht hat, so daß es ihm z. B. bei

Ostrea entgangen ist, daß an der Rücken-, an der Bauchseite und in der Mitte der Mantelrand ein völlig verschiedenartiges morphologisches Verhalten zeigt. Für die Flüchtigkeit der Arbeit spricht dann ferner, daß gerade bei Ostrea SHARP besondere Gebilde, die in sehr großer Zahl sich vorfinden und deren Anwesenheit bei nur einigermaßen sorgsamer Beobachtung sich gar nicht übersehen läßt, weder erwähnt noch zeichnet. Und ähnlichen Wert oder Unwert haben fast alle seine übrigen Beobachtungen und Betrachtungen, so daß ich es mir wohl versagen darf, hier an dieser Stelle noch weiter auf die Skizzen einzugehen.

Einen erfreulichen Gegensatz zu SHARP bildet die Arbeit von DROST „über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel, Cardium edule L.“ etc. (9). DROST konstatiert für die von ihm untersuchte Spezies das Vorkommen zweier besonderer Formen von Pinselzellen, von welchen die einen den von FLEMMING beschriebenen Typus haben, während die anderen dadurch ausgezeichnet sind, daß sie ein breites mit langen Haaren besetztes Köpfchen besitzen, dem ein Kutikularwärzchen entspricht. Beide Formen sind über die ganze Körperoberfläche ausgebreitet. Daneben kommen noch zwei lokalisierte Sinnesepithelien vor. Das eine ist pigmentiert und findet sich an der Wölbung unterhalb der Cirrenspitze an der inneren dem Sipho zugekehrten Seite. Das braune Pigment lagert „in der oberen Zellhälfte über dem Kerne und weiter unterhalb nur in der Peripherie“ (p. 178); die Zellen haben eine etwas längere Form als die übrigen Epithelzellen und sollen mit Nervenfasern in Verbindung stehen. Die Kutikula dieser Zellen ist nicht verdickt und nicht hervorgewölbt. Diese, wie gesagt, nur an zirkumskripten Stellen sich findenden und stets zu einem einheitlichen Organ gruppierten Sinnesepithelien sind nach DROST Augen (cfr. MEYER und MÖBIUS 30). Die zweite lokalisiert vorkommende Form von Sinnesepithelien findet sich in einer Einsenkung der Cirrenspitze und besteht aus äußerst langhaarigen Zellen, zwischen denen indifferente, sog. Stützzellen, vorhanden sind. Diese Organe sollen den Seitenorganen gleichen, welche BÉLA HALLER bei marinen Rhipidoglossen beschrieben hat. Beiden Sinnesorganen entsprechen gangliöse Anschwellungen des Cirrennerven. Im Mantelrande von Cardium kommen ferner sehr tief ins Gewebe eingelagerte Drüsen vor, welche sich oft durch die ganze Dicke der Siphonenwand erstrecken. Sie weichen von den Schleimdrüsen in Bau und Zellinhalt wesentlich ab, insofern der letztere pigmenthaltig ist und der erstere eine leicht acinöse

Anordnung zeigt. Die eigentlichen Schleimdrüsen gleichen den von Flemming für Mytilus beschriebenen und münden wahrscheinlich in Becherzellen; sie kommen zerstreut überall am Mantelrande vor. Eine dritte Drüsenart endlich liegt am Mantelrande und an den beiden Siphonen an der Außenseite, aber nur in der von der jungen Epikutikula oder der Schale überdeckten Zone. „Sie bilden keine zusammenhängenden Schichten, sind aber stellenweise doch sehr reichlich vorhanden. Ihre Ausführungsgänge sind zarte Schläuche, von denen stets mehrere aneinander liegen und umeinander sich winden und mehrere zugleich durch das Epithel nach außen münden. Der Durchmesser eines einzelnen Schlauches beträgt nur 0,002 mm. Vor der Mündung findet sich oft ein kleiner Kegel angebackener . . . Masse, wohl Sekretmasse. Nach innen enden die Schläuche auf einem feinmaschigen Netz, das ganz den Eindruck von einem durchschnittenen Knäuel dieser Schläuche macht." (pg. 187, 188.)

Patten (32), auf dessen umfangreiche Arbeit über die Augen der Muscheln ich erst näher eingehen will, wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die betreffenden Organe darzustellen habe[1]), teilt für die augentragenden Acephalen den Mantelrand in drei Partien ein, in „the shell fold", „the ophthalmic fold" und „the velar fold". Der Schalenteil ist vom Augenteil durch eine tiefe Furche getrennt. Der innere Teil setzt sich in das bei Pecten sehr große Volum fort, dessen freies Ende mit feinen Tentakeln besetzt ist.

Im Januar-Februarhefte 1887 des Journal de l'anatomie et de la physiologie ist eine Arbeit von L. Roule enthalten, betitelt: „Recherches histologiques sur les mollusques lamellibranches" (37). Dieselbe zerfällt inhaltlich in zwei Teile. In dem einen wird der, meines Erachtens, recht unnötige Beweis geführt, daß bei Bivalven keine Wasseraufnahme stattfindet, unnötig darum, weil diese Frage durch die überaus exakten Untersuchungen Fleischmann's definitiv erledigt ist. Im anderen Teile giebt der Verfasser histologische Daten über den Mantelrand verschiedener Muscheln, die wenig Neues enthalten, und von denen nur die Angaben über lima inflata interessieren. In den Tentakeln dieser Spezies, von denen mitgeteilt wird, daß die innersten die kleinsten sein sollen, was in direktem Gegensatze zum thatsächlichen Ver-

1) In gleicher Weise werde ich auch die übrige reichhaltige Litteratur über Muschelaugen erst berücksichtigen bei Schilderung des Baues des Mantelrandes der einzelnen sehenden Arten.

halten steht, hat der Verfasser Zellen entdeckt, die „renferment pour la plupart des concrétions volumineuses et sont entièrement environnées, depuis le plateau jusqu'à la basale, par une membrane bien nette, distincte de la membrane cellulaire proprement dite, qui leur constituent à chacune une enveloppe capsulaire“ (p. 62). Diese Konkretionen sind glänzend, meistens homogen, einheitlich, voluminös, sie werden von Osmium braun bis gelb gefärbt und nehmen Anilinfarben begierig auf. Es handelt sich hier nicht um „pélotes des mucus, ni d'amas des substances graisseuses et ni de composés calcaires, puisque les acides sont sans action.“ Um was es sich eigentlich bei diesen „Konkretionen“ handelt, hat Roule, der sich ein Schema über die allmähliche Entstehung derselben entwirft, nicht ermitteln können. Und doch ist es leicht, wie sich zeigen wird, die histologische und physiologische Bedeutung dieser „concrétions“ zu erkennen.

Endlich sei noch einer Abhandlung von Ernst Egger (11) gedacht, in welcher bei Pholas dactylus das Vorkommen zweier drüsiger Säcke im dorsalen Mantelteile geschildert wird. Dieselben beginnen nahe am vorderen Körperende, parallel der dorsalen Mantelraphe, und verlaufen in einigem Abstande von ihr bis zur Gegend des Herzventrikels. Sie bestehen aus rundlichen Zellen, die zu Haufen zusammengeballt liegen, von gemeinsamer strukturloser Hülle umzogen und an feinen, von der letzteren ausgehenden Fasern an die andern Zellballen und die Wandung des ganzen Sackes aufgehängt sind. An der Hüllmembran findet sich keine Ausführungsöffnung. Im Innern treten braune Konkretionen von starkem Lichtbrechungsvermögen, unregelmäßiger Gestalt, aber konzentrischer Schichtung und starkem Quellungsvermögen bei Säurezusatz auf.

Unsere Kenntnis der Histiologie des Mantelrandes der Acephalen beschränkt sich also, wie aus der vorstehenden gedrängten Litteraturübersicht hervorgeht, auf einzelne, phyletisch ziemlich weit auseinanderstehende Formen. Es fehlt eine vollständige und vergleichende Übersicht über den feineren Bau dieses Organes in der ganzen Klasse, das als hauptsächlichster Vermittler des Verkehrs der Muscheln mit der Umgebung für die Biologie derselben von hervorragendster Bedeutung ist. Eine solche vollständige und vergleichende Übersicht soll nun in dieser und den späteren Abhandlungen gegeben werden und ich hoffe dadurch einem meines Bedünkens fühlbaren Mangel abhelfen zu können.

I. Ostreacea.

A. Allgemeines.

Der Mantelrand der Ostreaceen zeigt bei den fünf Familien, bei denen ich ihn untersucht habe, hinsichtlich seiner grob wahrnehmbaren Gestaltung folgende Verhältnisse:

Bei Anomia ephippium bildet er eine Verdickung des Mantels, die in der Mitte am stärksten ist, nach den Rändern sich allmählich zu einer einfachen Leiste verschmälert. Der linke Mantelrand, also der der gewölbten Schalenfläche anliegende, ist schwächer als der rechte; die innere Fläche des linken Mantels ist meistens platt und eben und hat nur selten, dann stets in weiter Entfernung vom Mantelrande, eine längliche, bräunlich aussehende Anschwellung. Die innere Fläche rechts dagegen zeigt stets vor dem Übergang zum eigentlichen Mantelrande eine ähnliche, je nach der Größe des Tieres verschieden dicke und verschieden breite, immer aber mächtiger als links entwickelte, wurstförmige Anschwellung des Gewebes. Beide Ränder, rechter wie linker, welche in ihrer ganzen Ausdehnung von einander getrennt sind, sind mit einer mehrfachen Reihe kegelförmiger Papillen oder Tentakel besetzt, wie ich im Gegensatze zu der Angabe von Carus (7) in seinem Handbuche, wonach nur eine einzige Reihe von Tentakeln vorhanden sein soll, hervorheben will. Und zwar erhält sich dieser mehrfache Besatz auf der ganzen Zirkumferenz gleichmäßig. Schon mit bloßem Auge ist, namentlich wenn das Tier im Wasser die Schalen ein wenig geöffnet hat, zu erkennen, daß diejenigen von diesen Tentakeln, welche die innerste Reihe bilden, die längsten, diejenigen, welche am meisten nach außen sich finden, d. h. also der Schaleninnenfläche dicht anliegen, die kürzesten sind. Es ist dies Verhältnis nicht bloß giltig und konstant für Anomia, sondern auch für Ostrea, Lima, Spondylus und Pecten.

Der Mantelrand von Ostrea edulis ist in der Mitte seiner Krümmung pigmentiert, nach der Rücken- und Bauchseite des Tieres aber pigmentfrei. An diesen letzteren Orten stellt er eine einfache, mit Tentakeln besetzte Leiste dar; in der Mitte ist er breit und hat hier eine dem Mantelraum zugekehrte kurze Klappe. Dieselbe mißt am Orte ihrer größten Entwickelung ungefähr 3—4 mm und flacht sich nach den Seiten, d. h. nach oben und unten zu allmählich ab. Wie bei Anomia sind auch hier die

beiden Hälften des Mantels in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt. Rechte und linke Hälfte sind in ihrem makroskopischen Bau einander völlig gleich.

Bei Lima sind die Mantelhälften sowohl an Aussehen wie an Größe miteinander durchaus übereinstimmend. Die Tentakel stehen nur am Rande, die Mantelklappe ist frei von ihnen. Letztere ist außerordentlich lang, wenn das Tier in seinem Neste, das es sich gebaut, sitzt und die Tentakel vollkommen ausgedehnt hat. Die Klappe erreicht dann ungefähr das Maß des Mantels; rechte und linke berühren einander in diesem Falle und lassen nur an der vorderen und hinteren Körperregion einen verschieden breiten Spalt offen. An diesen Stellen ist die Klappe schmal, am Rücken fehlt eine Andeutung derselben vollständig, da hier die Mantelhälften in der Medianlinie miteinander verwachsen sind. Schwimmt das Tier im Wasser umher, so werden bei dem schnellen und rhythmischen Öffnen und Schließen der Schalen, wodurch die Vorwärtsbewegung hervorgebracht wird, die beiden Mantelklappen mitbewegt, und zwar beim Schließen nach innen, dem Mantelraum zu, beim Öffnen nach außen bis zur Berührung, nie aber über diesen Punkt hinaus. Der freie Rand der Mantelklappen ist scharf und glatt.

Bei Spondyliden und Pectiniden ist die vom Rande nach innen herabhängende Klappe ebenfalls wie bei Lima sehr lang, zeigt aber insofern eine andere Beschaffenheit, als ihr freier zugeschärfter Saum bei einzelnen Spezies eine einfache, bei anderen eine mehrfache Reihe von kurzen Tentakeln besitzt. Am Rande selber steht in mehrfacher Reihe eine große Zahl derselben. Die Klappe des Mantels ist am Rücken völlig geschwunden, da hier, wie bei Lima, in der Medianlinie beide Hälften des Mantels miteinander verwachsen sind. Die Verwachsungsstelle ist frei von Tentakeln, welche nur seitlich derselben vorhanden sind. An der Bauchseite ist die Klappe nur schwach entwickelt. In der Mitte gemessen beträgt ihre Länge im kontrahiertesten Zustande ungefähr den vierten bis sechsten Teil des längsten Durchmessers des Tieres. Bei einem 36 mm langen Exemplare von Pecten glaber, das ich aus Triest bezogen, war die Klappe 9 mm, bei einem 29 mm messenden derselben Spezies 6 mm lang, bei einem Pecten opercularis von 19 mm maß sie 4 mm, bei einem Pecten flexuosus von 24 mm — $3^1/_2$ mm und bei einem Spondylus gaederopus von 41 mm — 7 mm. In ihrem sonstigen grob wahrnehmbaren Verhalten zeigen rechter und linker Mantelrand noch die Ab-

weichung, daß rechts weniger Tentakel vorhanden sind als links. Ebenso wie bei Lima berühren sich die Klappen mit ihren freien, scharfen Rändern, wenn das Tier sich in Ruhe befindet [1]), und werden nach innen eingezogen und wieder vorgestülpt, wenn dieselben mit ihren schnappenden Bewegungen umherschwimmen.

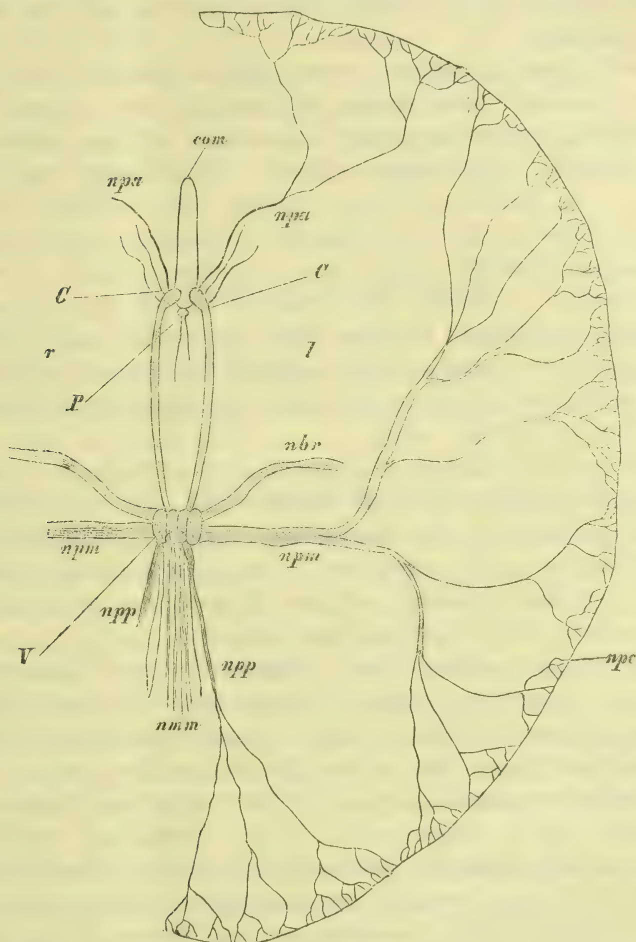
Die Nerven, welche den Mantel und den Mantelrand versorgen, entspringen vom Cerebral- und vom Visceralganglion und zwar ein Nerv vom Cerebral- und zwei Nerven vom Visceralganglion. Eine Differenz zwischen Ostreiden, Raduliden und Pectiniden (Spondylus verhält sich in jeder Beziehung wie Pecten) findet nur hinsichtlich des Aussehens und des inneren Aufbaues der Visceralganglien statt, wie ich dies bereits des Näheren in meiner monographischen Beschreibung des Zentralnervensystems der Acephalen auseinander gesetzt habe (34). In der Verbreitung der peripherischen Nerven aber besteht zwischen den genannten vier Familien völlige Übereinstimmung, so daß die folgende, von Pecten Jacobaeus entnommene Schilderung für die ganze Ordnung Giltigkeit hat. Auch für Anomia, bei welcher Spezies nur infolge der bekannten Verschiebung der Cerebralganglien eine Ungleichheit in der Länge der von diesen entspringenden Nerven und demgemäß eine Verschiedenheit in der Größe des bezüglichen peripherischen Verbreitungsbezirkes sich ausgebildet hat.

Jedes Cerebralganglion (*C*, *C*) also entsendet einen Nerven, den vorderen Mantelnerven, nervus pallialis anterior (*npa*). Derselbe entspringt nach außen von der Cerebralkommissur (*com*), als der innerste der drei von diesem Ganglion abgehenden Nerven, liegt auf der Mitteldarmdrüse auf und teilt sich dichotomisch in zwei Äste, die divergierend zum Mantelrande sich begeben, um beim Eintritt in die Substanz desselben, unter weiterer gabelförmiger Teilung, sich in zahlreiche feinste Zweige aufzulösen. Sein Verbreitungsbezirk ist der größere Teil des vorderen Viertels des Mantelrandes.

Der mittlere Mantelnerv, nervus pallialis medius (*npm*) entspringt als starker Stamm nach hinten vom Kiemennerven aus dem Visceralganglion. Er verläuft zunächst senkrecht zur Längsaxe des Tieres auf der unteren Fläche des Schließmuskels und parallel mit dessen Fasern. Am Rande des Muskels teilt er sich

1) Lebend habe ich nur die Pectiniden beobachten können; die wenigen Exemplare von Spondylus, die mir zur Verfügung standen, erhielt ich konserviert aus Triest durch das hiesige Aquarium.

in zwei gleich starke Äste, die divergierend sich zu den beiden mittleren Vierteln des Mantelrandes begeben und von denen der vordere einen etwas größeren Bezirk versorgt als der hintere. Der vordere Ast teilt sich in drei Zweige (cfr. Figur), von denen der



Schematische Darstellung des Nervensystems von Pecten Jacobaeus L.

C Cerebralganglion; *P* Pedalganglion; *V* Visceralganglion; *npa* vorderer Mantelnerv; *npm* mittlerer Mantelnerv; *npp* hinterer Mantelnerv; *npc* Ringnerv; *com* Kommissur; *nbr* Branchialnerv; *nmm* Muskelnerven; *r*, *l* rechte, linke Seite.

am meisten nach hinten gelegene der schwächste ist und bis zu seinem Eintritt in den Mantelrand ungeteilt bleibt, während die beiden anderen mehr nach vorn sich wendenden und stärkeren,

als der vorige, eine kurze Strecke noch zusammen bleiben, um dann in sekundäre Zweige zu zerfallen (cfr. Figur). Und zwar zerfällt der mittlere Hauptzweig in zwei, der vordere in drei sekundäre Zweige. Die grob wahrnehmbare Endigung findet durch feinste Reiserchen im Mantelrande statt. Der hintere Ast teilt sich nur in zwei Zweige, die, in gleicher Weise endend, sich zum dritten Viertel begeben.

Der hintere Mantelnerv, nervus pallialis posterior (*npp*), endlich ist ein relativ zarter Strang, der vom hinteren äußeren Winkel des Visceralganglions entspringt, vermischt mit den außerordentlich zahlreichen Muskelnerven (*nmm*). Dicht hinter dem Muskel zerfällt er in drei feine Zweige, welche, den größeren Teil des hintersten Viertels des Mantelrandes versorgend, in derselben Art makroskopisch sichtbar enden, wie die anderen beiden Nerven.

Während bei Ostrea und Lima die Nerven der rechten und linken Seite an Umfang einander völlig gleich sind, sind bei Pecten, entsprechend der stärkeren Entwickelung des linken corpus semilunare des Visceralganglions (34), auch die Mantelnerven links um ein kleines stärker als rechts.

Die feinsten Reiserchen, in welche die Mantelnerven im Mantelrand zerfallen, gehen in einen Nerven über, der von höchstens 0,2 mm Durchmesser den Mantelrand ringförmig durchzieht, nervus pallialis circularis (*npc*), in der konvexen Mitte am stärksten ist und nach den Rändern, d. h. der Rücken- und der Bauchseite des Tieres zu sich allmählich verschmälert.

Der erste, welcher dieses Ringnerven (nerf circumpalléal Duvernoy) Erwähnung thut, ist Grube (20). Er beschreibt ihn von Pecten opercularis als in einem Kanale liegend und mit dem ganglion principale, wie er das Visceralganglion nennt, durch feine Zweige zusammenhängend. Dieser Grube'sche Kanal ist in Wahrheit, wie ich zeigen werde, ein in Begleitung des Nerven den Mantelrand ringförmig durchziehendes Gefäß, die Verwechselung ist auf die Präparationsweise zurückzuführen, indem Grube von der Schalenfläche, also von außen her, den Nerven aufsuchte und so zunächst auf das bei den Pectiniden nach außen vom Nerven verlaufende Ringgefäß stieß. Sonst stimmt meine Beschreibung mit der Grube'schen und mit der von Duvernoy (10) von Anomia, Ostrea und Pecten maximus gegebenen in den wesentlichsten Punkten überein. Von Duvernoy unterscheide ich mich in folgendem: Eine so hochgradige Differenz in der Nervenverteilung der rechten und linken Mantelhäfte, wie er sie für Pecten und Ostrea

edulis schildert und abbildet, habe ich an meinen Exemplaren nie beobachten können, und ebensowenig sah ich je mehr als einen mittleren Mantelnerven vom Visceralganglion entspringen. Denn die Abweichung von rechts und links stellte sich mir immer nur in dem verschiedenen Durchmesser der beiden Nerven dar, nie aber in deren Zahl. Den mittleren Mantelnerven nennt DUVERNOY „nerf palléal latéral“, ein Unterschied in der Bezeichnung, der wohl kaum eine Verwirrung hervorrufen wird, den ich aber aufrecht erhalte, weil die beiden Hauptäste dieses Nerven zum Teil das vordere, zum Teil das hintere Mantelrandviertel mit versorgen helfen, und nicht blos im Seitenteil enden.

II. Spezielle Beschreibung.

Die feinere Struktur des Mantels und Mantelrandes zeigt bei den fünf untersuchten Familien der Ostreaceen so tiefgreifende Verschiedenheiten nach jeder Richtung hin, daß ich die einzelnen gesonderten schildern will.

Anomiiden. (Anomia ephippium L.) (Fig. 1—7.)

Die Epithelien, welche die in mehrfacher Reihe angeordneten Mantelrandtentakel bedecken, zerfallen in differente oder Sinnesepithelien und in indifferente. Die letzteren sind entweder pigmentiert oder unpigmentiert. Im ersteren Falle ist das Pigment in der distalen, also freien Hälfte der Zelle angehäuft (Fig. 2 *d*) und besteht aus dichtgedrängten, bräunlich-schwarzen, manchmal violett erscheinenden Körnern. Der proximale Teil der Zelle, welcher stets den Kern führt, ist pigmentlos. Zwischen den Epithelien des rechten und linken Mantelrandes bestehen bemerkenswerte Differenzen.

Die indifferenten Zellen der Tentakel des rechten Mantelrandes, seien sie pigmenthaltig oder pigmentfrei, zeichnen sich durch ihre auffallend bedeutende Länge aus (Fig. 1 a); ihr Durchmesser schwankt zwischen 36—54 μ, bei einer Breite von 3,6—7,2 μ. Die „besenartige“ oder richtiger wurzelförmige Ausfaserung des basalen Endes der Zelle ist stark ausgeprägt (Fig. 1 a); ihr freier Kontur trägt zahlreiche lange Cilien. Die von BOLL (1) aufgestellte erste Klasse der Epithelien, diejenige „mit einfacher kutikularer Ausscheidung“, die SHARP (43) als mit „characteristic refracting cuticle“ versehen beschreibt, ist hier nicht vorhanden,

der Saum der Zellen, pigmentierter oder nichtpigmentierter, vielmehr stets einfach, wie auch die pigmentführenden Zellen hier stets Wimperzellen sind. Der Kern der beiden Arten hat genau die Breite der schmalen Zelle, ist ovoïd, liegt in der Mitte und hat einen eigentümlichen fettigen Glanz, der sich in allen Mazerationsflüssigkeiten, deren ich die allerverschiedensten mit wechselndem Erfolge anwandte, erhält. Er besitzt ein deutliches, zentral gelegenes, punktförmiges Kernkörperchen.

Die Sinneszellen (Pinselzellen Flemming) sind sehr schmal (Fig. 1 *b*), ungefähr halb so breit und höchstens halb so lang, wie die indifferenten und von fast homogen erscheinendem Plasma. Ein sichtbar abgesetztes Köpfchen ist nicht vorhanden, vielmehr gleichen die Zellen einem schmalen Kegel mit scharf abgeschnittenem freiem Rande. Derselbe ist einfach konturiert und trägt vier stets gleich lange und 5,4—7,2 μ messende starre und etwas glänzende Borsten, die in der Mazerationsflüssigkeit häufig einen Körnchenzerfall erkennen lassen. Ungefähr in ihrer Mitte, manchmal auch ein wenig der Basis zu enthalten diese Zellen einen kleinen glänzenden Kern (Fig. 1 *b*) von eiförmiger Gestalt mit deutlichem Nucleolus, der höchst selten eine wahrnehmbare Spindelanschwellung bedingt. Proximal zeigt die Zelle dann zwei Fortsätze, von denen der eine als direkte, 0,9 μ breite Verlängerung das zugespitzte Ende derselben darstellt, welcher sie in der Substanz des Tentakels fixiert, während der andere, auf eine weit größere Strecke isolierbar als jener, seitlich an den Kern herantritt und stets zahlreiche punktförmige Varikositäten besitzt (Fig. 1 *b*). Wie in den Untersuchungsobjekten von Flemming (14) und Drost (9) ist dieser Fortsatz auch hier als die hinzutretende Nervenendfaser zu betrachten.

Am linken Mantelrande haben die nicht pigmentierten indifferenten Zellen meistens zylindrische Gestalt. Sie sind bedeutend breiter als die gleichen Gebilde rechts, aber auch beträchtlich kürzer (Fig. 2 *c*). Ihre wurzelförmige Ausfaserung ist sehr deutlich ausgeprägt. Das Plasma dieser Zellen ist meist eigentümlich blaß und mit verstreuten dunklen, aber nicht als Pigment aufzufassenden Körnungen versehen. Der Kern ist sehr klein, kreisrund, liegt stets in der Mitte der Zelle und hat ein kaum wahrnehmbares Kernkörperchen (Fig. 2 *c*). Der freie Saum der Zelle ist doppelt konturiert und die langen, weichen und massenhaft vorhandenen Cilien sitzen auf dem äußeren Kontur auf. An frischen Präparaten sieht man sehr häufig diesen Saum aufgelöst in eine doppelte Reihe dunkler Knöpfchen, in deren

äußerer dann die Wimpern wurzeln. Die pigmentführenden Zellen, die teils mit Cilien besetzt, teils wimperlos sind (Fig. 2 *d*), entbehren eines solchen kutikularen Besatzes vollständig und unter allen Umständen, also auch für diese Seite erweisen sich die Beobachtungen von SHARP (43) als unrichtig. Daß diese Pigmentzellen früher häufig als Augen betrachtet wurden, weil sie an einzelnen Stellen in scheinbar besonderer Weise gruppiert sich finden, hat gegenwärtig wohl kaum noch historisches Interesse. Wimpertragende und wimperlose Pigmentepithelien unterscheiden sich von den pigmentfreien ferner durch ihre keulenförmige Gestalt (Fig. 2 *d*). Der Stiel der Keule hat circa 2,7—3,9 μ, der Kopf etwa 9,0—11,4 μ Breite. Beide Teile sind voneinander scharf geschieden; der letztere nämlich allein enthält das Pigment (Fig. 2 *d*), welches sich in einem proximalwärts konkaven Bogen gegen den nicht pigmentierten Stiel abgrenzt. Dieser besitzt den kleinen kreisrunden Kern. Die wurzelförmige Ausfaserung ist hier sehr grob, die Wurzeln sind wenig zahlreich.

Zweierlei Arten von Sinneszellen kommen in diesem Mantelrande vor, welche sich nicht auf bestimmte Tentakel oder besondere Regionen des Mantelrandes beschränken, sondern allenthalben, wo überhaupt Sinneszellen sich finden, promiscue zu treffen sind. Die eine Art gleicht dem Schema der Pinselzellen (Fig. 2 *a*), wie es von FLEMMING (14) entworfen ist. Also: Köpfchen, das sich indessen nur sehr selten deutlich absetzt, mit starren Haaren bedeckt, langer Hals mit basaler spindelförmiger Anschwellung, welche den Kern enthält. Entgegen dem Verhältnis rechts ist an diesen Pinselzellen nur ein im Bindegewebe liegender Ausläufer vorhanden, der sehr häufig auf lange Strecken isoliert getroffen wird und stets mit zahlreichen, punktförmigen Varikositäten besetzt ist. Er ist also die in der Zelle endende Nervenfaser, welche mit dem Kern nicht in direkte Berührung tritt. Die zweite Art der Sinneszellen (Fig. 2 *b*) wird durch schmale Gebilde repräsentiert, deren Form ungefähr die eines gleichschenkeligen Dreiecks ist, wobei die Basis die Härchen trägt, die Spitze sich in die zutretende variköse Nervenendfaser verlängert. Der kleine, kreisrunde Kern (Fig. 2 *b*), welcher keine Spindelanschwellung bedingt, liegt meist in der Mitte des Gebildes. Dasselbe ist nicht als eine der vorhin beschriebenen Sinneszellen zu betrachten, die von der Seite gesehen wird, sondern es ist, wie ich mich in geeigneter Weise — durch Rollen desselben in einem sanften Flüssig-

keitsstrome unter dem Deckglase — überzeugt habe, ein Gebilde sui generis.

Flemming (16) erwähnt, wie oben hervorgehoben, daß er bei Anomia Gebilde von schmeckbecherartiger Struktur gefunden habe. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, diese Beobachtung zu bestätigen, denn in Isolationspräparaten habe ich nur die beschriebenen Sinneszellen getroffen und auch in Schnittpräparaten becherförmige Gebilde stets vermißt.

Wir haben gesehen, daß die hier beschriebenen Pinselzellen meistens kleiner sind, als die indifferenten; sie weichen darin also von den von Flemming (14), wie von den von Drost (9) geschilderten und abgebildeten Zellen ab. Ihr Kern liegt auch nicht, wie dies Flemming namentlich für Najaden betont, tief im Bindegewebe, sondern meist in gleicher Höhe mit den Kernen des indifferenten Epithels oder sogar höher als diese. Man kann daher, wie ich an dieser Stelle vorweg bemerken will, an Schnitten, sofern sie nur eine distinkte Färbung und genügende Feinheit besitzen, sehr gut Sinneszelle von indifferenter unterscheiden sowohl durch das geringere Volumen, als auch durch den meist eiförmigen oder stäbchenartigen Kern der ersteren.

An frisch in Seewasser untersuchten Tentakeln von beiden Rändern findet man namentlich die größeren unter ihnen mit einer eigentümlichen Substanz dicht erfüllt, die anscheinend nicht an bestimmte histiologische Elemente gebunden ist. Sie ist entweder ganz unregelmäßig verteilt oder hat sich in Reihen angeordnet, die quer zur Längsaxe des Tentakels verlaufen, durch schmale Spalten voneinander getrennt sind und so ein ganz eigenartiges Bild bedingen, das sich am besten mit den gefüllten Drüsen eines Wirbeltiermagens vergleichen läßt. Welcher Art diese Substanz ist, konnte ich an dieser Stelle ihres Vorkommens nicht eruieren, da mich mikrochemische Reaktionen, soweit ich dieselben auszuführen im Stande war, im Stich ließen und am konservierten Material nichts mehr davon gesehen werden konnte.

Wir haben nun die durch Isolation darstellbaren, wichtigeren Bestandteile der Tentakel kennen gelernt; über die Struktur des Mantelrandes und über das Verhältnis der einzelnen Fühler zu einander, kann selbstverständlich nur die Untersuchung von Schnittpräparaten Aufschluß geben, deren Ergebnisse jetzt mitgeteilt werden sollen. Ich will bemerken, daß ich fast ausschließlich Längsschnitte angefertigt habe, d. h. Schnitte, welche parallel zur Längsaxe der Tentakel gelegt waren.

Der linke Mantelrand ist mit einer fünffachen Reihe von Tentakeln besetzt (cfr. Fig. 3), von denen die der innersten die längsten, die der äußersten, dem Schalenrande anliegenden die kürzesten sind. Die Fühler der ersten, zweiten, dritten und fünften Reihe sind einfach (Fig. 3 I, II, III, V), die der vierten sind verzweigt, und zwar sitzt nach innen vom eigentlichen vierten demselben ein sekundärer Tentakel auf (Fig. 3 IV, Fig. 6). Sie divergieren in ihren verschieden gestalteten Spitzen nach oben, d. h. der freien Seite zu, konvergieren aber nach dem Mantel hin, so daß die Differenz zwischen dem Punkte größter Divergenz und Konvergenz ungefähr eine Mantelrandbreite beträgt. Sämtliche Fühler führen Pigment, das sich in unregelmäßigster Weise verteilt findet, indem es bald an der Außen-, bald an der Innenseite vorkommt, bald an beiden zugleich. Dabei wechseln pigmentierte und nicht pigmentierte Stellen derselben Seite desselben Fühlers ohne erkennbares Prinzip ab. Insofern nur findet sich in der Verteilung des Pigmentes eine bestimmte Anordnung, als die Spitzen der inneren Tentakel und die des sekundären vierten ausnahmslos davon frei sind. Der innerste Tentakel entspringt höher, der äußerste tiefer vom Mantelrande als die übrigen, d. h. zwischen Tentakel I und V dacht sich der Mantelrand in sanfter Wölbung nach außen ab. Auf Schnitten durch den Mantelrand trifft man nicht jedesmal alle fünf Tentakelreihen an, sondern in wechselnder Weise fehlen bald die einen, bald die anderen. Die Tentakel der einzelnen Reihen stehen also nicht direkt hintereinander, sondern die hinteren passen gewissermaßen in die Lücken, welche zwischen den benachbarten der jeweilig vorderen vorhanden sind, so daß ein Flüssigkeitsstrom, welcher den Mantelrand passiert, mit einem Tentakel einer Reihe in Berührung gekommen sein muß: ein physiologisch wichtiges Moment.

Betrachten wir die einzelnen Fühler genauer. Der Kürze wegen spreche ich in folgenden Zeilen immer vom I., II. etc. Tentakel und nicht von den Tentakeln der ersten, zweiten etc. Reihe.

Tentakel I (Fig. 4) besitzt im kontrahiertesten Zustande, wie man ihn im konservierten Material vorfindet, eine ungefähre Länge von 0,7 mm und hat fast drehrunde Gestalt mit stark ausgebildeter Spitze. Innere und äußere Seite zeigen wesentliche Differenzen. Die Epithelien der Innenseite enthalten sehr reichlich Pigment (Fig. 4 *c*), das, wie dies schon an Isolationspräparaten sichtbar ward, den distalen Teil dicht erfüllt, den proximalen kernführenden frei läßt. Die Epithelien der Außenseite sind bis

auf eine kleine Stelle (Fig. 4 *pi*) pigmentfrei. An der Innenseite haben sie sich zu außerordentlich zahlreichen, 24—32 μ hohen und 20—70 μ breiten Zotten gruppiert, welche als direkte Fortsetzung des Epithelbelages des distalen Teiles der inneren Mantelfläche erscheinen. Die äußere Seite des Fühlers zeigt eine derartige Anordnung der Epithelzellen nur angedeutet, indem hier bloß gegen die Spitze zu eine ähnliche Gruppierung sich findet. Diese Differenz beider Seiten zeigt sich in der Figur 4 mit voller Klarheit. Sehr viel Einfluß hat die noch später zu erwähnende Anordnung der Muskeln und die durch die Konservierung bedingte Schrumpfung auf das Eintreten dieser Zottenbildung; trotz ihrer artefiziellen Natur aber kann man dieselbe als wichtiges diagnostisches Hilfsmittel benutzen, wenn es sich darum handelt, die physiologische Dignität eines Teiles nach der Richtung hin festzustellen, ob derselbe Sinnesfunktionen besitzt oder indifferent ist. Es geht das aus folgendem hervor: An der Innenfläche des Mantels zeigt das bis in die Nähe des Randes kubische Epithel eine solche Gruppierung nicht, vielmehr findet sie sich erst, wenn reichlich mit Sinneszellen gemischtes Epithel auftritt. Ferner besitzt auch die Außenseite des Fühlers in nur geringer Entwickelung Zotten, jene Seite, die, wie Isolationen lehren, an Sinneszellen wesentlich ärmer ist, als die innere. An der inneren Seite finden sich die Grenzen zwischen den Epithelzellen nach der Konservierung fast völlig verwischt, was wohl wesentlich auf Rechnung des Pigmentes zu setzen ist, indem dieses eine wahrnehmbare Abgrenzung verhindert; an der äußeren pigmentarmen sieht man die Konturen sehr gut. Ganz eigenartigen Bau zeigt die Spitze des Fühlers. Die einzelnen Epithelzellen sind sehr schmal, höher als die der Seiten und ihre Gestalt — in Figur 4 sind diese Details wegen der zu geringen Vergrößerung nicht zu erkennen —, soweit dieselben auf Schnitten erkennbar ist, gleicht einem Kegel, dessen Spitze nach der Tentakelsubstanz, dessen breite Grundfläche nach der freien Seite sieht. Ihre Länge beträgt 23,8 μ, ihre Breite am basal gelegenen Kerne 0,9 μ, an der freien Fläche 1,8 bis 3,6 μ. Sie nehmen die Spitze in einer linearen Ausdehnung von 39 μ ausschließlich ein; anders geartete Epithelien kommen zwischen ihnen nicht vor, die Spitze des Tentakels ist also, da diese Zellen Sinneszellen sind, rein sensibel. Das freie Ende derselben hat meist doppelten Saum, welcher in einigen Fällen noch Borsten trägt, in anderen mit einem feinkörnigen Brei, dem Rest der durch die Reagentien zerstörten Borsten, in verschiedener Aus-

breitung bedeckt ist. Die Neigung derartiger Gebilde zum Zerfall in einen solchen Brei bei Anwendung von Reagentien hat Eisig (13) bekanntlich zuerst nachgewiesen.

Der zweite Fühler ist an seiner inneren Seite 0,4 mm, an seiner äußeren 0,5 mm lang (Fig. 5), die Abdachung des Mantelrandes beträgt also 0,1 mm. Abweichend vom ersten zeigt hier der Epithelbelag sowohl der inneren, wie der äußeren Seite eine Gruppierung zu verschieden breiten, aber im allgemeinen gleich hohen Zotten. Diese Anordnung fehlt am proximalen Teile des Tentakels (Fig. 5 *bas*), und zwar an der Innenseite in einer Ausdehnung von 40 μ, an der Außenseite in einer solchen von 160 μ (Fig. 5). An den letzteren Stellen besteht das Epithel aus fast gleich großen, mit basalem, kreisrundem Kern versehenen Cylinderzellen von homogenem Plasma. Dieselben grenzen sich im Schnittpräparate durch eine zarte, aber deutliche kontinuierliche Linie (Fig. 5 *bas*) von der Tentakelsubstanz ab, eine Erscheinung, die, wenn sie auch nicht dem natürlichen Verhalten entspricht, sie doch von den Epithelzellen der Zotten auf das schärfste unterscheidet. In diesen zeigen die Epithelien, die, nebenbei bemerkt, im ganzen zweiten Tentakel völlig pigmentfrei sind, sich radiär angeordnet zu dem Teil der subepithelialen Schicht, welcher kegelförmig in die Zotte hineinragt und derselben als Axe dient. Die Kerne, rund oder länglich, in ersterem Falle zu indifferenten, in letzterem zu differenten Zellen gehörig (es ließ sich dies in Fig. 5 nicht deutlich wiedergeben), liegen stets im basalen Teile, dicht der subepithelialen Schicht auf. Die Spitze des Fühlers ist ganz gleich gebaut, wie die des ersten, sie besteht also aus Sinneszellen. Es ist dieses Verhalten, d. h. das Vorkommen von Sinneszellen ohne dazwischen liegende, stützende indifferente meines Wissens bisher bei Mollusken nie beobachtet worden, aber dennoch thatsächlich vorhanden und eine, wie sich noch zeigen wird, ziemlich häufige Anordnung in den Mantelrandtentakeln der Ostreaceen. Das freie Ende der Spitze hat stets einen sehr starken Belag breiig zerfallener Sinneshaare (Fig. 5), ein Belag, der sich ebenfalls, nur weniger reichlich, aber in vielen Präparaten deutlich über den Zotten findet.

Der dritte Tentakel gleicht in allen wesentlichen Punkten dem zweiten: also auch hier Zottengruppierung am distalen, sensiblen Teile des Fühlers, glatter Epithelüberzug am indifferenten proximalen Fuße und ausschließliches Vorkommen von Sinneszellen

in der Spitze. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die dritten Tentakel kürzer sind als die zweiten.

Der vierte Fühler ist, wie schon hervorgehoben, verzweigt (Fig. 6). Dem im kontrahiertesten Zustande etwa 0,44 mm hohen Tentakel (Fig. 6 *b*) sitzt auf der Innenfläche unter einem nach der freien Seite zu spitzen, nach dem Mantelrand stumpfen Winkel ein kurzer, sekundärer Tentakel von 0,19 mm Länge auf (Fig. 6 *a*). Derselbe zeigt ebenfalls Gruppierung seiner völlig pigmentfreien Epithelzellen zu Zotten und in allen sonstigen Eigenschaften den gleichen Habitus wie der zweite und dritte.

Wesentlich davon verschieden in seinem Bau ist der eigentliche vierte Tentakel (Fig. 6 *b*), mit welchem der äußerste, fünfte, völlig übereinstimmt. Von letzterem ist er durch eine tiefe Abdachung des Mantelrandes getrennt (Fig. 3). Beider Gestalt ist ungefähr lanzenspitzenförmig; ihr Epithel, das in unregelmäßiger Weise zerstreute Pigmentzellen, auch in der Spitze (Fig. 6 *b* bei *pi*) enthält, ist, wie Isolationen lehren, vorwiegend indifferenter Natur. Pinselzellen sind nur spärlich vorhanden. Die äußere Seite des äußersten Fühlers, des kürzesten von allen, geht in den Epithelbelag des Mantels kontinuierlich über, indem seine Cylinderzellen sich allmählich zu den kubischen des Mantels abflachen.

Genau in der Mitte zwischen äußerstem und innerstem Epithelsaum findet sich der leicht linsenförmige Querschnitt der Ringnerven des Mantels (Fig. 3 *n*). Sein größerer Durchmesser beträgt 0,06 mm, ist parallel mit dem Querdurchmesser des Mantels, der kleinere liegt in der Längsaxe und mißt 0,04 mm. Er besteht aus einer nur multipolare Ganglienzellen enthaltenden Rinde von etwa 7,5 μ Mächtigkeit und einem Kern von Nervenfasern, der auf Querschnitten eine netzförmige Anordnung zeigt. Der Nerv liegt in einer zarten, bindegewebigen Hülle. In direkter Linie hinter ihm, also zum eigentlichen Mantel zu, in einer Distanz von 0,05 mm findet sich der Querschnitt eines Gefäßes, das etwa 0,08 mm Durchmesser besitzt (Fig. 3 *a*). Man trifft es in allen Präparaten einer kontinuierlichen Reihe; es ist also hier ein Blutgefäß vorhanden, das ringförmig wie der Nerv und in seiner Begleitung den Mantel durchzieht und, da es unter allen gleichen Gebilden das einzige konstante ist, welches seinen Platz nie wechselt, als Hauptader desselben betrachtet werden muß. Von ihm aus gehen zu den einzelnen Fühlern die zahlreichen Gefäße, deren wechselnder Füllungszustand die wechselnde Turgescenz jener bewirkt.

Der rechte Mantelrand hat weniger Tentakelreihen als der linke, nämlich nur vier. Die einzelnen Fühler sind entweder einfach, oder aber der vorletzte, dritte, hat wie der vierte auf der linken Seite nach innen, d. h. dem Mantelraume zu, einen sekundären Fühler aufsitzen. Auf dem Längsschnitt zeigen sich die Tentakel, die übrigens, ganz wie links, nicht direkt einer hinter dem anderen stehen, in etwas anderer Weise angeordnet, als dies vorhin vom linken Rande dargestellt wurde. Tentakel I und II stehen eng bei einander, nur durch eine am konservierten Präparate etwa 30 μ breite Bucht getrennt. Auf den zweiten Tentakel (ich zähle stets von innen nach außen) folgt eine freie Fläche von verschiedener Ausdehnung, die aber diesen Mantelrand in charakteristischen Weise von dem der Gegenseite unterscheidet. Es ist dies Verhältnis auch am lebenden Tiere mit Leichtigkeit zu beobachten, beruht also nicht, wie man vielleicht vermuten könnte, auf einer ungleichen Schrumpfung bei der Konservierung. Auf die freie Fläche folgt Tentakel III und, von diesem durch eine tief sich proximalwärts einsenkende Bucht getrennt, der äußerste vierte Tentakel, dessen äußerer Rand kontinuierlich in die äußere Fläche des Mantels übergeht. Der innerste Tentakel, von einer ungefähren Länge von 0,9 mm im kontrahiertesten Zustande, hat kegelförmige Gestalt; seine Basis ist fünfmal so breit wie die Spitze. Der zweite Tentakel dagegen, von 0,75 mm Länge, ist von seinem Ursprunge aus dem Mantelrande bis zu seiner Spitze überall gleich breit, hat also mehr cylindrische Form. Die Übereinstimmung im feineren Bau der Tentakel dieser Seite mit denen der rechten ist für I, II und IV eine vollkommene, so daß das dort Gesagte auch hier in jeder Beziehung Anwendung findet. Abweichend verhält sich nur der vorletzte oder dritte Tentakel, und zwar hinsichtlich des epithelialen Belages seiner inneren und äußeren Seite (Fig. 7). Seine innere Seite ist bedeckt mit 18 μ hohen, ausschließlich indifferenten Zellen, welche stark granuliert sind, die Farbstoffe so intensiv aufnehmen, daß die zwischen ihnen vorhandenen Grenzen nicht mehr zu erkennen sind. Ihre Kerne sind rund und liegen in der Basis der Zellen, deren freie Konturen scharf ausgeprägt sind (Fig. 7 *i*). Die äußere Epithelbekleidung (Fig. 7 *e*) besteht aus ebenso hohen, 12,6 μ breiten indifferenten Zellen, welche die Farbstoffe weniger intensiv aufnehmen; ihre Kerne liegen ebenfalls basal. Meistens zwischen je zweien von ihnen, die Ausnahmen sind selten, findet sich nun immer eine schmale, nur 3,6 μ breite, aber jenen an Höhe gleiche Cylinder-

zelle, welche ganz blaß, fast hyalin ist mit einem in der Mitte gelegenen länglichen oder stäbchenförmigen Kern (Fig. 7 *p*). Nur der letztere, nicht aber auch das Plasma, hat sich gefärbt. Am freien Saume tragen diese Zellen deutlich erhaltene, kurze Borstenhaare (Fig. 7 *p*). Durch dieses Verhalten kennzeichnen sich diese Zellen als Sinneszellen; die innere Seite ist hier also die indifferente; die äußere die sensible.

Proximalwärts vom äußeren Ursprunge des vorletzten Tentakels, in einer Entfernung von 0,45 mm, findet sich der auf Längsschnitten quergetroffene Ringnerv des rechten Mantels. Derselbe hat 0,1 im Durchmesser und ist 0,08 mm von der Innenfläche des Mantels entfernt. Er liegt in einer zarten Hülle und zeigt, wie der linke Nerv, ganglióse Rinde und Nervenfaserkern. Dicht hinter ihm, also proximalwärts, findet sich der Querschnitt des ringförmigen Blutgefäßes, das denselben Durchmesser besitzt wie das linke.

Vom Ringnerven des Mantels gehen soviel Aste ab, als Tentakel vorhanden sind. Sie sind von einer Fortsetzung der äußeren bindegewebigen Hülle des Nerven umgeben, welche sie in die Substanz des Tentakels begleitet. Innerhalb dieser Hülle, die Nervenäste begleitend, finden sich zahlreiche Kerne, die relativ groß sind. Ganglienzellen kommen in den Tentakelnerven nicht vor, weder in deren Stamm, noch in den Abgangsstellen der einzelnen Fibrillen. Die Nerven liegen in der Axe der Tentakel (in den Figuren 4, 5 und 6 ist das nicht wiedergegeben); sie enden derart, daß einzelne Fibrillen zu den Muskelfasern der Tentakel sich begeben, daß ferner zu je einer Pinselzelle immer eine Fibrille tritt; eine Ramifikation der einzelnen Nervenfibrillen findet nicht statt. Ich will bezüglich der Methode, welche diese Art der Innervierung sichtbar macht, hervorheben, daß sowohl die Cohnheim'sche wie die Hénocque'sche Goldmethode und auch die Flemming'sche Modifikation der ersteren mich bei diesem Objekte vollständig im Stiche gelassen haben. Eine derartige Präparation des Materials ist aber auch nicht notwendig, da die Situation, sofern man nur Serienschnitte angefertigt hat, bei aufmerksamer Betrachtung auch auf gewöhnlichem Wege klar wird.

Die Tentakel besitzen drei Arten von Muskeln: Längs-, Quer- und Ringmuskeln. Die ersteren erscheinen auf den Längsschnitten meistens als zwei nicht allzu starke Bündel, die dicht unter der Epithelschicht verlaufen. Der Tentakel besitzt also unmittelbar unter der Oberfläche einen kontraktilen Schlauch.

Nur im ersten, innersten Fühler ist an der Außenseite die Muskellage wenig oder gar nicht deutlich ausgeprägt; man findet dort an der Innenseite nur verstreut liegende, aber zahlreiche kurze Muskelbündel, die sehr schmal sind. Die Quermuskeln sind viel zahlreicher und massiger. Auch sie sind in der ganzen Ausdehnung der Tentakel, namentlich der beiden inneren vorhanden. Sie liegen im zweiten Fühler (Fig. 5 *qmm*) ein wenig nach innen von der Axe, am ersten noch weit mehr der Innenfläche zu und sind gerade hier sehr mächtig entwickelt (Fig. 4 *qmm*). Die Ringmuskeln sind sehr spärlich vorhanden und nie durch die ganze Breite des Tentakels zu verfolgen. Von den Bindesubstanzfibrillen unterscheiden sie sich durch den etwas größeren Durchmesser, durch ihr härteres Aussehen und ihren mehr gestreckten Verlauf. Sie sind Äste sowohl der Längs- als der Quermuskeln und gehen zu den Stellen, wo die Sinneszellen liegen, fehlen aber an den rein indifferenten Partieen. Ihre Kontraktion ist ein Hauptmoment bei der Bildung der Zotten. Alle drei Arten der Muskeln besitzen zahlreiche kleine, sich stets intensiv färbende Kerne, die namentlich an den Quermuskeln sehr reichlich sind und hier sich vorwiegend am äußeren Kontur, also in der Medianlinie des Tentakels (Fig. 5 *qmm*) angehäuft finden.

Diese Quer- und Längsmuskeln sind, wie ich meine, Retraktoren der Tentakel; als Extensoren eine Gruppe derselben aufzufassen, wie dies SHARP (43) für die Quermuskulatur von Ostrea thut, finde ich keinen stichhaltigen Grund. Diesen Streckern würde die erste Bedingung für die Ausübung ihrer Funktion fehlen: der fixe Punkt, an dem sie angreifen. Ferner, welche der beiden Hauptgruppen man auch unter diesem Gesichtspunkte betrachten wollte: eine aktive Bewegung durch Muskeln kann nur vermittelst deren Verkürzung stattfinden, niemals aber durch ihre Dehnung. Die Ausdehnung der Tentakel ist daher rein passiver Natur, bedingt durch Erschlaffung der Retraktoren und vermehrtes Zuströmen von Blutflüssigkeit in die betreffenden Teile.

Die Muskulatur des eigentlichen Mantels ist ausschließlich Längsmuskulatur und findet sich hauptsächlich, wenn auch nicht ausschließlich, unter dem Epithelbelag der inneren Fläche.

Die B i n d e s u b s t a n z des Mantels und der Tentakel besteht aus zahlreichen, in den verschiedensten Ebenen verlaufenden feinsten Strängen. Dieselben sind stets geschlängelt und mit einander verflochten, so daß sie ein Netzwerk mit ungleich großen und ungleich weiten Maschen bilden. In diesen Strängen finden sich

zahlreiche kleine, nicht weiter differenzierte Kerne. In den Maschen sieht man, namentlich in den äußeren Tentakeln und im Mantel selber, seltener in den inneren Tentakeln, zahlreiche Zellen von meist eirunder oder kreisförmiger Gestalt (Fig. 6 und 7 *sz*). Dieselben sind relativ groß, haben ein zart granuliertes Plasma, das sich in Eosin-Hämatoxylin tief rot gefärbt. Ihr Kern, kreisrund und zentral gelegen, ist groß und läßt bei starker Vergrößerung ein zartes Gefüge erkennen. Die Blutkörperchen, die man im Ringgefäß trifft und mit welchen diese Zellen verwechselt werden könnten, unterscheiden sich von ihnen durch ihre geringere Größe. Es sind diese Zellen identisch mit den Flemming'schen Schleimzellen.

Einen ganz eigentümlichen Bau zeigt die Bindesubstanz derjenigen Teile der beiden Mantelhälften, welche die oben erwähnten Anschwellungen besitzen. In den Maschen der Bindesubstanz nämlich tritt eine Masse auf, die mit jener vollständig identisch zu sein scheint, welche den frischuntersuchten Tentakeln ihr eigentümliches Aussehen verleiht. Hier ist sie aber insofern noch besonders bemerkenswert, weil sie sich auch im konservierten Materiale erhalten hat. Sie ist an einzelnen Stellen so reichlich entwickelt, daß sie die anderen Bestandteile der Mantelsubstanz völlig verdeckt, an anderen wiederum so spärlich vorhanden, daß sie nur an der eigentümlichen Granulierung der Bindesubstanzmaschen erkannt werden kann. An Punkten, die zwischen beiden Extremen die Mitte halten, sieht man in der amorphen Masse jene vorhin beschriebenen Schleimzellen liegen und aus dem verschiedenen Aussehen, das letztere darbieten, glaube ich einen Rückschluß auf die Natur jener Masse ziehen zu können. Vielfach nämlich ist nur noch der Kern der Schleimzellen vorhanden, ihr Plasma aber nicht mehr erkennbar, weil anscheinend in die amorphe Masse aufgegangen. Andere haben noch einen Rest davon, wiederum andere sind etwa halb so groß wie die gewöhnlichen, und endlich eine vierte Form zeigt normale Verhältnisse. Es scheint mir daraus hervorzugehen, daß die amorphe Masse ein Absonderungsprodukt jener Schleimzellen ist; ihre granulierte Beschaffenheit dürfte wohl auf die Einwirkung der zur Fixierung und Konservierung verwandten Reagentien zurückzuführen sein. Diese Schleimmasse, wie ich sie nun nennen will, wird durchsetzt von zahlreichen, verschieden starken Bindegewebssträngen, welche ein fast an eine traubige Drüse erinnerndes Bild hervorrufen.

Ostreiden. (Ostrea edulis L. Fig. 8—14.)

Die indifferenten Epithelzellen sind pigmentiert oder pigmentfrei. Ihr gemeinschaftliches Charakteristikum ist die wurzelförmige Ausfaserung ihres proximalen Endes, die bei den pigmentlosen (Fig. 8 *a*) ziemlich stark entwickelt ist, bei den pigmenthaltigen (Fig. 8 *b*) weit weniger ausgeprägt sich zeigt. Diese letzteren, die Pigmentzellen, finden sich hauptsächlich in der inneren Portion des Mantelrandes, nur wenig und verstreut an der äußeren. Sie sind größtenteils Wimperzellen, nur sehr spärlich findet man wimperlose. Bei diesen aber ist die Wimperlosigkeit nicht auf einen Verlust der Cilien durch die Mazeration zurückzuführen, denn sie kommen mit Wimperzellen gemischt in allen Isolationspräparaten vor und nichts in ihrem Aussehen deutet darauf hin, daß das angewandte Reagens zerstörend auf sie eingewirkt hat. Überhaupt findet man nach guten Mazerationen, deren Erzielung sich in keiner Weise beherrschen und erzwingen läßt, daß die Wimpern wie die Borstenhaare meistens erhalten sind, daß letztere nur selten ein perlschnurartiges Aussehen darbieten, welches dann stets als Beginn des Körnchenzerfalls zu deuten ist. Das braune körnige Pigment erfüllt die Zellen entweder vollständig, und dann ist weiter nichts zu erkennen. Oder aber es nimmt nur die distale Hälfte ein (Fig. 8 *b*); dann grenzt es sich halbkreisförmig mit der nach unten gerichteten Konkavität ab und in der Mitte der Zelle wird ein kleiner, gewöhnlich kreisrunder Kern mit punktförmigem Kernkörperchen sichtbar. Die Zellen sind von sehr verschiedener Länge in derselben Region, selten aber sind so kurze keulenförmige und geschwänzte Gebilde, wie ich eines in Fig. 8 *b* bei *x* wiedergegeben habe. Die Cilien, die sehr lang und weich sind, sitzen entweder auf sehr schmalem doppeltem Saume auf, von dessen äußerem Kontur sie entspringen, oder ein ausgeprägter Saum ist überhaupt nicht vorhanden, sondern die Wimpern entstehen mit meistens deutlich erkennbaren Verdickungen von der Substanz der Zelle am freien Rande (Fig. 8 *b*). Eine besonders starke, transparente und dadurch auffallende Kutikula haben aber weder die wimpertragenden noch die wimperlosen Pigmentzellen; niemals auch findet man in Mazerationspräparaten dieselben mit Nervenfasern in irgend welcher Verbindung, vielmehr ist ihr basales Ende stets und ausnahmslos wurzelförmig ausgefasert, gleich dem aller anderen indifferenten Zellen. Gebilde also, von denen man auch nur im entferntesten den Verdacht hegen

könnte, daß sie zu einer wenn auch noch so geringen Lichtempfindung geeignet seien, fehlen vollständig.

Die pigmentlosen, indifferenten Zellen (Fig. 8 *a*), welche die zahlreichsten sind, sind entweder keulenförmig oder cylindrisch. Die keulenförmigen haben eine nur wenig ausgeprägte wurzelförmige Ausfaserung ihres proximalen Endes, die cylindrischen zeigen diese Struktureigentümlichkeit weit deutlicher (Fig. 8 *a*). Einmal sah ich eine Zelle (Fig. 8 *a* bei *x*), deren freies Ende durch eine besondere Lagerung nicht unter dem Bilde einer Linie erschien, sondern eine elliptische Fläche zeigte. Von dieser entsprangen mit punktförmigen Zwiebeln die Cilien.

Wenn man einen Tentakel der Mitte des Mantelrandes frisch und unzerzupft in Seewasser untersucht, so sieht man zwischen den schnell schlagenden Cilien hohe Borstenhaare hervorstehen, welche jene ungefähr um das Dreifache an Länge übertreffen und nur träge in der Flüssigkeit hin und her schwanken. Es sitzen diese Borstenhaare in deutlich sichtbaren, oft sehr breiten napfartigen Vertiefungen. An Tentakeln, die dem Rande von der Rücken- oder Bauchseite des Tieres entnommen sind, fehlen diese großen Gebilde, ebenso in den Thälern zwischen den Fühlerreihen. Aber während letztere nur indifferente Zellen haben, sind an den Tentakeln von der Rücken- und Bauchseite auch borstentragende Gebilde sichtbar, nur daß diese hier das Niveau der Wimpern nicht überragen, in keiner napfförmigen Vertiefung sitzen und viel schmäler erscheinen. Die P i n s e l z e l l e n, welche an den letzteren Stellen sich finden, sind, wie gelungene Mazerationen lehren, feine, schmale Gebilde von oft bedeutender Länge (Fig. 9 *a*). Sie haben ein kleines, nur undeutlich abgesetztes Köpfchen, welches auf seinem freien Rande, der bald einfach, bald doppelt konturiert erscheint, drei bis fünf starre Borstenhaare trägt (Fig. 9 *a*). Letztere zerfallen häufig in Körnchenreihen. Dann folgt ein langer, schmaler Hals von fast gleichem Durchmesser wie das Köpfchen, und am proximalen Ende die kleine, den ovalen Kern enthaltende zwiebelförmige Anschwellung. Die Befestigungsweise dieser Pinselzellen im Gewebe der Tentakel stellte sich mir in doppelter Weise dar (Fig. 9 *a*). Die einen hängen nur an der feinen, varikösen Nervenfaser, die anderen besitzen einen kurzen Fortsatz, welcher im subepithelialen Gewebe steckt. Der Nerv, ebenfalls varikös und auf weite Strecken isolierbar, tritt bei den letzteren ausnahmslos seitlich zum Kern. Beide Formen sind nicht identisch, insofern die erstere nicht dadurch hervorgerufen

wird, daß sich die Nervenfaser über den proximalen Stiel der Zelle gelagert hat, sondern es findet in der That hier, wie auch bei den später zu beschreibenden Pinselzellen, eine doppelte Endigungsweise der Nerven sich vor, wovon man sich sehr leicht durch Rollen des Präparates überzeugen kann.

Die zweite Form der Pinselzellen, die, wie gesagt, nur an den Tentakeln der Mantelrandmitte vorkommt, ist kürzer und voluminöser (Fig. 9 *b*). Das Köpfchen ist bauchig gewölbt, etwa wie ein Rheinweinrömer, hat stets oder fast stets einen doppelten Saum, durch den hindurch man die Borstenhaare, deren mindestens drei bis vier vorhanden sind, eine kurze Strecke weit in das fast hyaline Plasma des Köpfchens verfolgen kann. In der gewählten Abbildung (Fig. 9 *b*) ist dies Verhältnis nicht wiedergegeben. Hier war die Mazeration weiter vorgeschritten, wie man aus dem Körnchenzerfall der Borsten erkennen kann; das proximale Ende der Zellen ist aber in solchen Präparaten besser isoliert, als in denen, wo die innere Fortsetzung der Borsten sichtbar ist. Der Hals ist breit und kurz und deutlich vom Köpfchen abgesetzt. Er geht proximal in eine große zwiebelförmige Anschwellung über, deren Kern fast kreisrund ist und ein zentral gelegenes Kernkörperchen besitzt. Auch hier, wie bei den vorhin beschriebenen Pinselzellen ist die Endigungsweise eine doppelte; das eine Mal bildet der Nerv den einzigen Halt im subepithelialen Gewebe, das andere Mal findet sich ein kurzer Fortsatz der Zelle und der Nerv endet, seitlich hinzutretend, im Kern oder, wie in Fig. 9 *b*, im Kernkörperchen.

Schon bei Gelegenheit des Referates über die Sharp'sche Arbeit habe ich hervorgehoben, daß der Mantelrand an der Rücken- oder oberen, an der Bauch- oder unteren Seite und in der Mitte eine verschiedenartige Struktur zeigt, während rechte und linke Mantelhälfte einander vollkommen gleich sind. Die Beschreibung dieser Strukturdifferenzen soll jetzt erfolgen.

Der obere Mantelrand, d. h. der Mantelrand an der Rückenseite, ist rechts wie links von einer dreifachen Tentakelreihe bestanden, von denen die der innersten die kürzesten, die der äußersten die längsten sind; die mittelsten Tentakel sind die schmalsten (Fig. 10). Es bildet somit dieser Teil des Mantelrandes von Ostrea eine Ausnahme, sowohl den anderen Mantelrandteilen derselben Spezies, als auch denen aller übrigen Monomyarier gegenüber. Die Breite des Randes beträgt im konservierten Objekte ungefähr 0,25 mm, die des Mantels 0,12 mm.

Der äußere, letzte Tentakel (Fig. 10 III) besitzt im kontrahiertesten Zustande eine ungefähre Länge von 0,46 mm und an seiner Basis eine Breite von 0,09 mm. Er ist von kegelförmiger Gestalt und hat eine scharfe Spitze. Das Epithel zeigt sowohl an der Außen- wie Innenseite, auch bei den übrigen Tentakeln dieser Region, nur ganz geringe Andeutung von einer Gruppierung in Zotten, weil an dieser Körperstelle die indifferenten Epithelien überwiegen. Es ist das eine physiologisch leicht verständliche Erscheinung, wenn man bedenkt, daß das Wasser nur in geringer Menge an den Seiten des mit der linken, gewölbten Schale aufliegenden Tieres in den Mantelraum eindringen kann, der Hauptstrom desselben vielmehr in der Mitte sich findet. Die Epithelien haben einen doppelt konturirten zarten Saum, auf dem meistens noch in reichlicher Menge sich die gut erhaltenen Wimpern, beziehentlich die Borsten sich finden. Pigment kommt in den Epithelien des letzten Tentakels und auch in den übrigen aus dieser Gegend nicht vor. Es scheint hier also eine Differenz zwischen Ostrea edulis, die ich untersucht habe, und Ostrea virginica, die Sharp beschreibt (43), zu bestehen. Die Sharp'sche Figur 1 auf Tafel 26 l. c. nämlich, die offenbar einer gleichen Stelle entnommen ist, wie meine Fig. 10, enthält verstreute Pigmentzellen, während bei Ostrea edulis Pigment nur in der Mitte des Mantelrandes vorkommt. An der Innenseite des Tentakels bis zu seinem Ursprunge vom Mantelrande, aber auch nur bis hierher, einer- und bis zur Spitze andererseits finden sich zwischen den Epithelzellen in keiner bestimmten Weise angeordnet Becherzellen (Fig. 10 *be*). Dieselben stecken mit ihren Enden zuweilen etwas tiefer in der subepithelialen Schicht als die Epithelien und hier und da überragt ein Sekretpfropf das Niveau der letzteren. Es zeigen diese Becherzellen verschiedene mikroskopische Bilder, auf die ich später näher eingehen werde; zunächst soll nur ihre Gruppierung beschrieben werden. An der Außenseite des Fühlers, genau von der Mitte der Spitze bis proximalwärts zu der Stelle des Mantels, welche dem Ringnerven gegenüber liegt, fehlen die Becherzellen (cfr. Fig. 10 III). Sie treten erst wieder abwärts von dem bezeichneten Punkte im Epithel der Außenfläche des Mantels auf und finden sich hier zahlreich in wechselnden Abständen. Die äußere Seite des Tentakels hat also nur eine Funktion, während die innere außer dem Gefühl noch der Sekretion dient.

Der zweite, mittlere Tentakel hat etwa handschuhfingerförmige Gestalt, eine Länge im kontrahiertesten Zustande

von 0,36 mm bei einer Basisbreite von etwa 0,06 mm (Fig. 10 II). Er besteht aus zwei Abschnitten, die offenbar eine verschiedene physiologische Dignität besitzen. Der größere basale Abschnitt hat 0,26 mm Länge. Sein epithelialer Belag sowohl der Außen- wie der Innenseite ist rein indifferenter Natur; die Zellen sind im Schnittpräparate breit, mit zentralem Kern und relativ niedrig. Der kleinere distale Teil hat 0,1 mm Länge, ist ein wenig schmaler, als der vorige, und besitzt Epithelzellen, welche bedeutend höher als die des basalen Abschnittes sind. Sie sind schmal, haben kegelförmige Gestalt, einen spindelförmigen Kern und tragen deutlich sichtbare Borstenhaare. Indifferente Zellen kommen in diesem Teile nur relativ spärlich vor. Der Übergang von dem einen zum anderen Abschnitte ist ein plötzlicher; das indifferente niedrige Epithel des basalen Teiles grenzt sich in scharfer Linie gegen das gemischte des distalen ab. Die ganze äußere Seite des Tentakels, bis zu seinem Ursprunge aus dem Mantelrande, und die innere, soweit sie dem distalen sensiblen Abschnitte angehört, entbehren der Becherzellen; erst der proximale Teil an der Innenseite zeigt wieder diese Gebilde (Fig. 10 II).

Der erste Tentakel gleicht mehr einer kurzen, warzenförmigen Erhebung (Fig. 10 I); er ist im kontrahiertesten Zustande ungefähr 0,09 mm lang und an der Basis 0,08 mm breit. Er unterscheidet sich von den beiden anderen dadurch, daß auf seiner Außenseite sich Becherzellen finden, aber auf der Innenseite fehlen. Sie treten hier erst wieder an einer Stelle auf, welche in ungefähr gerader Linie mit der Stelle des Wiederauftretens an der Außenfläche des Mantels liegt (Fig. 10). Abwärts davon sind sie reichlich vorhanden. Hier hat also die innere Seite Sinnesfunktion und die äußere leistet doppelte Dienste.

Proximalwärts vom zweiten Tentakel, von dessen äußerem Ursprunge etwa 0,02 mm entfernt, findet sich der auf Längsschnitten quergetroffene Ringnerv des Mantels (Fig. 10 *n*). Er ist queroval, sein längster Durchmesser, der in einer von der Außen- nach der Innenfläche des Mantels gehenden Linie liegt, mißt 0,08 mm, der senkrecht darauf stehende größte 0,045 mm. Er ist von der äußeren Seite 0,13 mm, von der inneren 0,04 mm entfernt. Eine zarte Bindegewebsmembran umgiebt ihn und die von ihm zu jedem Tentakel abgehenden schmalen Nerven, welche in deren Axe verlaufen und zu den Muskeln und den Sinneszellen treten. Dicht über dem Nerven, dem ersten Tentakel zu, findet

sich der Querschnitt des Ringgefäßes (Fig. 10*a*), das sehr klein ist.

Der Mantelrand an der unteren oder Bauchseite des Tieres besitzt ebenfalls drei Reihen von Tentakeln, deren Gruppierung aber wesentlich von der an der oberen Seite verschieden ist. Wie stets, mit Ausnahme der Rückenseite, ist der innerste Tentakel der längste, der äußerste der kürzeste (Fig. 11). Der mittlere ist verzweigt (Fig. 11 II), indem auf seiner Innenfläche ein sehr schmaler sekundärer Tentakel in einem nach der freien Seite zu spitzen Winkel aufsitzt. Die Eigentümlichkeit der Anordnung zeigt sich nun darin, daß der erste und zweite Fühler, welche dicht bei einander entspringen, senkrecht auf der Längsaxe des Mantels stehen, wie man dies schon bei Betrachtung des lebenden Tieres mit der Lupe erkennen kann. Nach der freien Seite, also nach unten zu, ist der Mantelrand tentakellos (Fig. 11) und zeigt eine leicht hügelige Oberfläche. Dann folgt nach außen der kurze, warzenförmige dritte Tentakel, dessen Längsaxe in der des Mantels liegt. Während also I und II mehr nach dem Mantelraume zugekehrt sind, erstreckt sich III direkt nach unten.

Die äußere Seite des ersten, innersten Tentakels (Fig. 11 I) hat einen Epithelbelag, der aus breiten Zellen besteht, die mit großen, kreisrunden und meistens zentral gelegenen Kernen versehen sind. Zwischen ihnen finden sich, ganz wie an der Rückenseite, Becherzellen zerstreut vor. Von der Mitte der Spitze des ungefähr 0,43 mm langen Tentakels ab nach innen zu fehlen die Becherzellen und treten erst wieder an seiner Ursprungsstelle vom Mantelrande auf, um dann an der ganzen Innenfläche des Mantels sich zu verbreiten. Die epitheliale Decke der inneren Seite des Fühlers besteht aus weit niedigeren und schmaleren Zellen, die fast ausnahmslos Borstenhaare auf dem freien Rande besitzen, also Pinselzellen sind. Darnach hat also die äußere Seite sekretorische, die innere taktile Funktion.

Der zweite verästigte Fühler (Fig. 11 II) entbehrt der Becherzellen vollständig in seiner ganzen Ausdehnung. Er besitzt ein zierliches, niedriges Epithel; doch ist die Verteilung von Pinselzellen und indifferenten am gehärteten Objekt nicht mehr wahrnehmbar.

Die freie Fläche des Mantelrandes enthält wieder Becherzellen, die in einem rein indifferenten Epithel liegen.

Der äußerste, kleinste Tentakel (Fig. 11 III), der in dem Schnitte, nach welchem die Fig. 11 gezeichnet worden ist,

nicht in seiner vollen Länge getroffen wurde, ist, abweichend von dem gleichzähligen Gebilde an der oberen Seite, vollständig frei von Becherzellen; er ist also, wie der zweite Tentakel, rein sensibler Natur.

Erst im eigentlichen Mantel, nicht aber im Mantelrande, also ungefähr gegenüber dem proximalen Kontur des Ringgefäßes (Fig. 11), treten an der Außenseite von neuem die Becherzellen auf und finden sich dann hier in der ganzen Ausdehnung zerstreut zwischen den im Schnitt kubisch erscheinenden Epithelzellen. Wie an der Rückenseite ist auch hier die Gruppierung des Epithels zu Zotten nur angedeutet.

Der Ringnerv (Fig. 11 *n*) des Mantels liegt näher dessen äußerer Fläche als der inneren; er hat, wie auch an der oberen Seite, gangliöse Rinde und Nervenfaserkern. Eine zarte bindegewebige Hülle umgiebt ihn, welche die von ihm in die Tentakel abgehenden und in der Axe derselben verlaufenden Äste begleitet. Proximalwärts von ihm, dem Mantel zu, liegt das Ringgefäß (Fig. 11 *a*), das also eine Verlagerung erfahren hat; denn oben befindet es sich bekanntlich distalwärts vom Nerven. Auch sein Durchmesser ist beträchtlicher geworden, da derselbe hier den des Ringnerven übertrifft.

Die Mitte des Mantelrandes trägt ebenfalls drei Reihen von Tentakeln, deren Anordnung aber durch das Auftreten der Mantelklappe eine andere geworden ist, als wie sie sich an den Stellen zeigte, die bisher beschrieben wurden. Die, wie schon erwähnt, 3—4 mm lange Klappe (Fig. 12 *k*) hat sich nämlich zwischen den ersten und zweiten Tentakel geschoben, derart, daß der erste an ihrem freien, scharfen Rande auf der dem Mantelraum abgekehrten Fläche sitzt. Dieses Verhältnis zeigt sich auf Längsschnitten (Fig. 12 I) so, daß der Tentakel als eine Verlängerung der Klappe erscheint, resp. als deren direkte Fortsetzung und dann häufig sich so gelagert hat, daß seine Innenfläche nach dem Mantelraum sieht. In Präparaten, wo er nicht getroffen ist, endet die Klappe mit scharfem, glattem Kontur. Der zweite Tentakel, der die Höhe des Mantelrandes einnimmt, besteht aus vier sekundären Tentakeln (Fig. 12 II *a, b, c, d*, Fig. 13) und von ihm nach außen, in starkem Abfall der Wölbung des Randes, findet sich der dritte Tentakel.

Der innerste erste Tentakel (Fig. 12 I) besitzt eine ungefähre Länge von 0,6 mm, ist an seiner breitesten Stelle, an der Basis, 0,18 mm, an der Spitze 0,05 mm breit, hat also kegel-

förmige Gestalt. Seine epitheliale Bekleidung gleicht im wesentlichen der der inneren Tentakel von der Ober- und Unterseite; es sind hohe Cylinderzellen, deren differente und indifferente Natur auf dem Schnitt sich nicht mehr dokumentiert. Zwischen diesen Zellen finden sich Becherzellen, die, wie ich hervorheben will, in der ganzen Mitte bedeutend zahlreicher sind, als an den vorher beschriebenen Stellen, unregelmäßig verstreut vor, hier aber, abweichend von den ersten Tentakeln oben und unten, auf beiden Seiten, innerer und äußerer. Außer diesen Becherzellen sind noch mehrzellige, meist flaschenförmig aussehende Drüsen in diesem Fühler vorhanden. Dieselben, deren feinere Struktur noch später beschrieben werden soll, finden sich tief im Bindegewebe des Tentakels eingebettet und münden mit schmalem Ausführungsgange zwischen den Epithelzellen (Fig. 13 *dr*). Sie kommen an seiner Außenseite, nicht aber an der Innenseite vor und fehlen von da ab abwärts auch an der Innenfläche der Mantelklappe und des Mantels.

Die Komponenten des zweiten verästigten Tentakels sitzen auf einem etwa 0,1 mm breiten und innen 0,5 mm hohen, gemeinsamen Fuße auf (Fig. 12 II, Fig. 13). Der innerste dieser sekundären Fühler (Fig. 12 II *a*), der in dem Schnitte, nach welchem Fig. 13 gezeichnet ist (Fig. 13 *a*), nicht mehr getroffen war, was bei der verschiedenen Dicke und verschiedenen Stellung der einzelnen Fühler erklärlich ist, hat ungefähr 0,46 mm Länge im kontrahiertesten Zustande und 0,2 mm Breite. Er hat am lebenden Tiere meist eine derartige Lagerung, daß seine Längsaxe senkrecht auf der des Mantels steht. Der zweite sekundäre Fühler (Fig. 12 II *b*, 13 *b*), welcher dicht neben dem vorigen sich findet, ist kürzer als dieser, 0,39 mm, aber breiter 0,3—0,4 mm. Er steht senkrecht auf dem Mantelrande, seine Längsaxe ist also die Fortsetzung der des Mantels. Dieselbe Stellung besitzt der dritte Ast (Fig. 12 II *c*, Fig. 13 *c*) von 0,18 mm Höhe, welcher von dem zweiten durch ein breites, flaches, oder leicht gewölbtes Thal getrennt ist. Der vierte, äußerste Ast (Fig. 12 II *d*, 13 *d*) ist direkt nach außen gerichtet und ist 0,16 mm hoch. Die beiden letzten sekundären Fühler haben etwa warzenförmige Gestalt, während die beiden anderen mehr kegelförmig aussehen. Die Epithelzellen dieser Tentakel, welche hohe cylindrische Gebilde sind, deren physiologisch differente Bedeutung sich im Schnitt nicht mehr erkennen läßt, zeigen allenthalben eine Neigung zur Gruppierung in Zotten, die namentlich am zweiten ganz besonders deutlich ausgeprägt ist (Fig. 13 *b*). Es finden sich hier, wie die Mazerationen

lehren, die Pinselzellen in sehr reichlicher Menge vor. Zwischen den Epithelien sind ebenfalls, wie am ersten Tentakel, Becherzellen vorhanden (Fig. 13 *be*), die sich in folgender Weise auf die verschiedenen Regionen verteilt finden. Sowohl in der Mantelklappe, deren Epithel nur aus indifferenten Zellen besteht, wie Isolationen lehren, wie auf beiden Seiten der drei inneren Äste des zweiten Tentakels kommen sie überall zerstreut vor zwischen den Epithelien. Am äußersten vierten Ast finden sie sich nur an der Innenseite bis zur Medianlinie, während sie von da ab an der Außenseite fehlen (Fig. 13). Die vorhin schon erwähnte zweite Drüsenart, welche hier ebenfalls mehrzellig ist, tief im Bindegewebe liegt, Flaschen- oder Retortenform hat und zwischen den Epithelzellen, wahrscheinlich in Intercellularlücken mündet, fehlt im Ast *d* (Fig. 13) des zweiten Tentakels vollständig, im Ast *c* auf der Außenseite, kommt dagegen an dessen Innenseite, im Thal zwischen *c* und *b*, auf beiden Seiten von *b* und *a* und an der Oberfläche der Mantelklappe vor. Sie ist weit weniger zahlreich, als die erste Drüsenart, die Becherzellen.

Der dritte äußerste Tentakel endlich (Fig. 12 III) ist von dem äußeren Ast von II durch eine tiefe Bucht getrennt, welche durch seinen inneren Rand und durch den äußeren Kontur von II *d* gebildet wird. Von konischer Gestalt, wobei die äußere Seite fast flach ist, besitzt er eine Länge von 0,7 mm und eine Basisbreite von 0,17 mm. Innere wie äußere Epithelbekleidung enthält differente und indifferente Sinneszellen, deren zarter, doppelt konturierter Saum in fast allen Fällen gut erhaltene Wimpern, beziehungsweise Borsten trägt. Die Differenz zwischen beiden Zellarten kann man am Schnitte daran erkennen, daß die indifferenten (Fig. 14 *in*, es sind nur einige durch diese Bezeichnung kenntlich gemacht) einen kreisrunden, die indifferenten (Fig. 14 *p*) einen stäbchenförmigen oder ovalen Kern haben. Er entbehrt der zweiten Drüsenart vollständig und enthält Becherzellen nur an der Innenseite von der Basis bis zur Medianlinie der Spitze (Fig. 14); von da ab abwärts bis zum Beginn des eigentlichen Mantels (Fig. 12 *m—m*) fehlen auch diese.

Die innere Fläche der Mantelklappe und beide Seiten des Mantels haben indifferente, kubische Epithelzellen und zwischen ihnen zerstreut in ziemlich großer Zahl Becherzellen, aber keine Drüsen der zweiten Art.

Mantelrand und Tentakel enthalten Pigmentzellen. Dieselben finden sich teils unregelmäßig zerstreut vor, teils an einzelnen

Stellen mehr gedrängt. Im letzteren Falle aber deutet nicht das Geringste darauf hin, daß sie als besonderes Organ zu betrachten sind, und man hat daher nicht das Recht, hier von „pigmented areas“ (PATTEN 32) als von augenähnlichen Gebilden zu sprechen.

Der Ringnerv des Mantels, der in dieser Region ungewöhnlich hoch liegt, d. h. tief im eigentlichen Mantelrande, und nicht im Mantel (Fig. 12 *n*) hat ungefähr 0,14—0,18 mm Durchmesser und findet sich 0,1 mm von der inneren Epithelfläche entfernt. Er besitzt, wie überall, eine aus multipolaren Ganglienzellen zusammengesetzte Rinde und einen Nervenfaserkern, in welch' letzterem hier und da auch eine Ganglienzelle vorkommen kann. Diese Rinde ist an der proximalen Seite des Nerven mehrschichtig, an der distalen einschichtig. Er ist von einer zarten Bindegewebshülle umgeben, welche die zu den Tentakeln abgehenden Äste begleitet, deren Verlauf und Endigung vollständig dieselben sind, wie bei den Tentakeln der Ober- und Unterseite.

Die Muskulatur der Tentakel in der ganzen Zirkumferenz des Mantelrandes besteht, wie bei den gleichen Gebilden von Anomia, aus Längs-, Quer- und Ringmuskeln, von welchen letztere, deren Kontraktion die Zottenbildung des Epithels bewirkt, an der Rücken- und der Bauchseite nur spärlich, in der Mitte reichlicher entwickelt sind und als Aste der beiden anderen Gruppen betrachtet werden müssen. Die Längsmuskeln (Fig. 10, 11, 13 *lmm*) bilden einen dicht unter dem Epithel befindlichen kontraktilen Schlauch, der an der Außenfläche geringeres Volumen besitzt, als an der Innenfläche. Die Quermuskeln verlaufen etwas nach innen von der Axe der Tentakel und sind stärker und massiger als jene. Beide Formen besitzen zahlreiche Kerne und erscheinen stellenweise als platte Bänder, die aus zarten Fibrillen bestehen. Die Muskeln des Mantelrandes und des Mantels sind vorwiegend, wenn nicht ausschließlich Längsmuskeln und setzen sich in die Tentakel fort. Sie verlaufen stark und massig angehäuft dicht unter dem Epithel der Innenfläche, sind dagegen an der Außenseite nur schwach entwickelt; nur der Mantel am Rücken des Tieres zeigt das gerade entgegengesetzte Verhalten.

Die Bindesubstanz im Mantel, Mantelrand und Tentakeln gleicht fast völlig der von Anomia. Die Bindegewebsfibrillen (Fig. 10, 11, 13, 14), von zarter Beschaffenheit und geschlängelt verlaufend, haben zahlreiche spindelförmige Kerne, welche sich stets intensiv färben. Sie bilden ein ungleichmäßiges, aber zierliches Maschenwerk, das von Nerven und Muskeln durchsetzt wird und in großer Zahl FLEMMING'sche Schleimzellen enthält (Fig. 10,

11, 13, 14 *sz*). Dieselben sind, ganz wie bei Anomia, meist von kreisrunder Form und besitzen ein Plasma, das sich in Eosin-Hämatoxylin tiefrot färbt. Der kreisrunde, ziemlich große Kern liegt im Zentrum dieser Zellen. Sie unterscheiden sich von den gleichen Gebilden bei Anomia dadurch, daß sie hier keine Schleimmassen, weder in den Tentakeln noch im Mantel, absondern.

Wir kennen nunmehr den Bau des Mantelrandes und seiner Teile; es erübrigt nur noch die Beschreibung der histiologischen Eigentümlichkeiten der bereits erwähnten beiden Drüsenarten, der Becherzellen und der flaschenförmigen Drüsen, über deren Verteilung das Nötige schon gesagt ist. Es sind das diejenigen Gebilde, deren Existenz Sharp (43), wie oben angedeutet, vollständig übersehen hat, obgleich der flüchtigste Blick durch das Mikroskop ihre Anwesenheit mit Deutlichkeit zeigt.

An die histiologische Beschreibung will ich dann einige Bemerkungen über die wahrscheinliche Bedeutung des Sekrets dieser Gebilde für die Biologie von Ostrea knüpfen.

Die Becherzellen treten in zwei Modifikationen auf, welche sich in Präparaten, die mit Eosin-Hämatoxylin gefärbt sind, dadurch kundgeben, daß die einen wie ein Konglomerat sehr kleiner, dunkelrot gefärbter Tröpfchen aussehen (Fig. 14 *be*), während die anderen nur blaßrot erscheinen. Die ersteren sind die bei weitem zahlreichsten. Sie haben eiförmige und nur wenn sie tiefer mit ihrer Basis in der Bindesubstanz liegen, als die übrigen Epithelzellen, oblonge Gestalt; ihr Längsdurchmesser schwankt zwischen 5—8 μ. Sie besitzen eine zarte Membran, welche den Inhalt eng umgiebt und am freien Pole eine Öffnung zum Durchtritt des Sekrets enthält. Die kleinen Tröpfchen in der Theca (F. E. Schulze), von höchstens 0,3 μ Durchmesser, liegen eng aneinander und haben Kern und Plasmarest in den basalen Teil und dicht an die Membran gedrängt. Der Kern ist in Eosin-Hämatoxylin dunkelblau tingiert, hat meistens ovale oder leicht zackige Gestalt; er ist bedeutend kleiner als der Kern der gleich zu erwähnenden anderen Erscheinungsform der Becherzellen. Das Plasma ist nur noch ganz spärlich vorhanden und umgiebt in schmaler Zone den Kern.

Diejenigen Becherzellen, welche sich blaßrot in Eosin-Hämatoxylin färben, haben ein mehr kompaktes Aussehen; das Plasma derselben, das eine sogenannte Granulierung erkennen läßt, ist bald reichlicher, bald weniger reichlich vorhanden und grenzt sich gegen den homogenen Teil, die Theca, mit distal konvexem Kontur ab. Die Theca erscheint nicht überall gleichmäßig; vielmehr trifft

man zuweilen Zellen, bei denen in ihr ein beginnender Tropfenzerfall sich zeigt, der in den einen stärker, in den anderen schwächer ausgeprägt ist. Wo derselbe deutlicher ist, ist das Protoplasma an Masse geringer, wo er schwächer ist, ist es beträchtlicher als die Theca. Mit dem Beginn des Tropfenzerfalls geht dann ferner einher eine Veränderung der tinktorialen Eigenschaften, die Tropfen sind nach Eosin-Hämatoxylinbehandlung intensiv rot, die Theca sonst blaßrot, das Plasma der Zelle ist im allgemeinen wenig färbbar. Der hier stets rundliche, sich intensiv färbende Kern liegt dort, wo reichliches Plasma vorhanden ist, fast zentral in der Zelle; er rückt mit dem Fortschreiten des Tropfenzerfalls und der Verminderung des Plasma immer mehr basalwärts, wobei er gleichzeitig seine Form ändert und kleiner wird.

Wir haben es hier also offenbar mit zwei verschiedenen Stadien in der Thätigkeit der Becherzellen zu thun. Im ersten Falle, wo der Inhalt derselben aus Tröpfchen besteht, sehen wir den Zustand, welcher der Ausstoßung des Sekrets unmittelbar vorhergeht. Im zweiten Falle treffen wir den Prozeß der Umwandlung des zart granulierten Plasma in Schleim in seinen einzelnen Phasen an. Zunächst nimmt der am meisten peripher gelegene Teil eine andere Beschaffenheit an, indem er homogen wird; diese Veränderung schreitet allmählich basalwärts vor und gleichzeitig zerfällt das, was sich verändert hat, in derselben Reihenfolge in kleine Schleimtropfen. Nach Ausstoßung des Sekrets wird die Becherzelle fast leer erscheinen; indessen habe ich solche Gebilde nie mit Sicherheit gesehen, offenbar deshalb, weil die benachbarten Cylinderepithelien in diesem Falle nahe aneinander gerückt waren. Es war mir daher auch nicht möglich festzustellen, in welcher Weise die Restitution des Zellplasma sich vollzieht und welche Rolle dabei dem Kern zufällt, dessen Veränderungen während der Sekretion augenfällige sind. Nur das konnte ich sicher erkennen, daß eine Umwandlung der Zellen der Bindesubstanz zu Becherzellen nicht statt hat, da nichts darauf hindeutete, was in diesem Sinne zu erklären war. Die Becherzellen scheinen daher keineswegs vergängliche Gebilde, sondern offenbar von langer Lebensdauer zu sein.

Die zweite Drüsenart im Mantelrande von Ostrea besteht aus, wie bereits erwähnt, mehrzelligen und meist flaschenförmigen Gebilden (Fig. 13 *dr*). Diese sind stets tief in die Bindesubstanz eingebettet und senden ihren meist sehr feinen Ausführungsgang zwischen die Epithelzellen hinein. Ihre Länge schwankt

zwischen 48 μ und 16 μ, ihre bezügliche Breite zwischen 12 μ und 8 μ. Die Ausführungsgänge sind nicht überall zu sehen, weil sie nicht immer in derselben Ebene mit dem Drüsenkörper liegen, sondern in verschiedentlichster Weise sich im Bindegewebe schlängeln, um zum Eintritt zwischen das Epithel zu gelangen. Mit den Becherzellen treten sie niemals in Kommunikation, unterscheiden sich dadurch also von ähnlichen Gebilden, wie sie FLEMMING von Mytilus (5) und DROST von Cardium (9) beschrieben haben, ganz wesentlich, gleichen vielmehr jenen mehrzelligen solitären Drüsen, die ich im Fuße von Pleurobranchaea gefunden (36). Die Zahl der sie zusammensetzenden Zellen schwankt zwischen 5 und 7; dieselben sind rund, besitzen, wie man an ungefärbten Präparaten erkennt, einen kleinen, kreisrunden und zentral gelegenen Kern und sind, selber membranlos, durch eine überaus zarte gemeinsame Tunica zusammengehalten. An tingierten Präparaten läßt sich dieses Detail nicht gut sehen, da diese Drüsen sich sehr stark färben und namentlich nach Eosin-Hämatoxylin-Behandlung, im Gegensatze zu den Becherzellen, tief schwarzblau erscheinen. Es läßt sich daher auch nicht entscheiden, ob und wie der physiologische Vorgang der Sekretion verändernd auf das Plasma und den Kern der Drüsenzelle einwirkt; nur das kann man mit einiger Sicherheit annehmen, vorausgesetzt, daß den tinktorialen Eigentümlichkeiten überhaupt eine Bedeutung beizumessen ist, daß das Sekret der mehrzelligen Drüsen und das der Becherzellen von verschiedenartiger chemischer Natur sein wird.

Es entsteht nun natürlich die Frage, welches ist der Zweck dieser zahlreichen drüsigen Gebilde, welche Dienste hat das von ihnen gelieferte Sekret dem betreffenden Tiere zu leisten? Versuche anzustellen, welche mich zu einer bestimmten positiven Beantwortung befähigten, war ich nicht in der Lage; indessen glaube ich, daß der Ort des Vorkommens und die Art und Weise der Verteilung der Drüsen auf die einzelnen Mantelregionen genügend Anhaltspunkte gewährt, um wenigstens einen Wahrscheinlichkeitsschluß zu gestatten.

Was den ersten Punkt anlangt, den Ort ihres Vorkommens, so erhellt, daß sich das Sekret in das das Tier umgebende Medium ergießen muß. Nun ist es von den Grastropoden, namentlich den schalenlosen, bekannt, däß die in ihrer Haut sich findenden Drüsen eine schützende, weil für das Wasser impermeable Decke von Schleim um den Körper hervorbringen. Hier bei Ostrea ist aber ein solcher Zweck des sezernierten Schleimes höchst unwahr-

scheinlich. Denn einmal würde dadurch der Eintritt des zur Atmung und Ernährung dienenden Wassers in den Mantelraum verhindert werden, das Individuum hätte von einer derartigen Einrichtung also Schaden, aber keinen Nutzen. Dann müßte eine solche Schleimschicht der Bewegung der Tentakel hinderlich sein und würde, weil sie für Wasser, also auch für die in demselben suspendierten Objekte undurchdringlich wäre, ein Infunktiontreten der Tentakel, eine Gefühlsempfindung völlig unmöglich machen. Um zu einer positiven Erkenntnis der Bedeutung dieser Gebilde zu gelangen, müssen wir nun den zweiten Punkt in Erwägung ziehen. Betrachten wir daher noch einmal kurz die Verteilung der Drüsen in den Tentakeln und im Mantelrande. In der Mitte finden sich im ersten Tentakel (Fig. 12), in II *a*, *b*, *c* auf beiden Seiten, in II *d* und in III nur auf der Innenseite Becherzellen; auf der Außenseite von I, auf beiden Seiten von II *a* und *b* (Fig. 13) und auf der Innenseite von II *c* noch außerdem die anders gearteten und gestalteten mehrzelligen Drüsen. In adäquater Weise ist die Anordnung im Mantelrande, d. h. in den Thälern zwischen den Tentakeln. An der Rückenseite fehlt die zweite Drüsenart vollständig, die Becherzellen fehlen an der Innenseite von I und der Außenseite von II, an der Innenseite des distalen Abschnittes von II und an der Außenseite von III (Fig. 10), kommen aber an den entgegengesetzten Stellen vor. Und ähnlich, mit nur nebensächlicher Abänderung, ist die Situation auf der Bauchseite (Fig. 11). Wenn nun in dem eintretenden Seewasser, das mindestens eine Reihe von Tentakeln passieren muß, weil diese so angeordnet sind, daß die hinteren zum großen Teil die Lücken zwischen den jedesmalig vorderen ausfüllen, irgend welche Objekte organischer oder anorganischer Natur suspendiert sind, deren Berührung von dem Tiere empfunden und vielleicht unangenehm empfunden wird, so werden dieselben eine Reaktion dagegen hervorrufen, welche sich in einer starken Zusammenziehung der Tentakel und in einer Kräuselung der Mantelrandoberfläche äußern wird. Durch diese Kontraktion muß dann gleichzeitig das in den beiden Drüsenarten vorhandene schleimige Sekret ausgepreßt werden, das nunmehr den als feindlich wahrgenommenen Gegenstand umhüllen wird. Sollten aber doch einzelne suspendierte Teilchen die Innenfläche des I. Tentakels passiert haben, so werden die auf der Innenfläche des Mantels vorhandenen Drüsen ihre Unschädlichmachung besorgen.

Wir müssen also, so meine ich, die Gesamtheit dieser Drüsen

als ein Verteidigungsorgan, als eine Art Waffe betrachten. Aus dieser Auffassung heraus wird erstens klar, warum die Tentakel der äußersten Reihe nur an ihrer inneren Fläche mit Becherzellen versehen sind, an der äußeren dieselben entbehren. Da der Mantelrand relativ fest der Schalenfläche anliegt, so wird das Seewasser nicht zwischen Schale und Mantel dringen können, wenigstens nicht unter normalen Verhältnissen; Becherzellen sind hier also vom Überfluß. Durch die Kontraktion der äußeren Tentakel aber wird das Wasser in größerer Menge gegen ihre eigene Innenfläche anprallen und darum sind hier Drüsen vorhanden. Die Differenz in dem morphologischen Verhalten des Mantelrandes zwischen Ober- und Unterseite und Mitte ist, wie ich wohl nicht näher auseinander zu setzen brauche, dabei von physiologisch untergeordneter Bedeutung.

Es wird zweitens klar, warum in der Mitte des Mantelrandes einmal die Becherzellen häufiger sind, als oben und unten, und dann, warum sich hier noch eine zweite Drüsenart findet. Der Strom des eindringenden Wassers ist gerade hier am stärksten, wie das schon weiter oben erwähnt wurde, hier wird also auch am reichlichsten Gelegenheit gegeben sein für den Eintritt schädlicher Gegenstände. Wenn nun auch das Sekret der mehrzelligen Drüsen chemisch wahrscheinlich von dem der Becherzellen verschieden ist: der durch die Thätigkeit der beiden Drüsenarten hervorgebrachte Effekt wird offenbar der gleiche sein, beider Sekret wird in ähnlicher Weise wirken. Die in größerer Masse eindringenden feindlichen Objekte finden eine größere Masse zur Verteidigung geeigneter schleimiger Flüssigkeit vor und damit ist dem physiologischen Bedürfnisse hinreichend Genüge gethan.

Unberücksichtigt geblieben sind bei dem bisherigen Erklärungsversuch diejenigen Becherzellen, welche sich in ebenfalls nicht unbeträchtlicher Anzahl im Epithel der Außenfläche des Mantels finden. Daß diese keinen Verteidigungszweck haben, ist klar, denn ein Eindringen von Wasser zwischen Mantel und Schale ist nicht möglich, wenigstens unter normalen Bedingungen nicht wahrscheinlich. Ich kann ihre Bedeutung nur darin sehen, daß sie bestimmt sind, durch ihr Sekret den Zwischenraum zwischen Mantel und Schale schlüpfrig zu erhalten, damit bei den leichten Kräuselungen, welche der Mantel durch seine Kontraktionen und die dadurch bedingte Verschiebung erfährt, die Reibung möglichst oder vollständig aufgehoben wird. Daß zwei vollständig gleiche physiologische Produkte nach dieser Auffassung zwei verschiedenen Funk-

tionen dienen, hat wohl wenig Auffallendes, denn nicht die Art des Produktes ist in diesem Falle die Hauptsache, sondern der Ort des Vorkommens der produzierenden, d. h. sezernierenden Organe.

Die Ostreiden hatten das Schicksal zu wiederholten Malen als für verschiedene Lichtintensitäten empfängliche und zu diesem Zwecke mit besonderen Organen ausgestattete Tiere angesehen zu werden. Will (49) beschrieb hier sehr komplizierte Augen; indessen haben selbständige Nachuntersucher seine Beobachtungen niemals zu bestätigen vermocht. In neuerer Zeit, wo man hinsichtlich des Baues der optischen Apparate wirbelloser Tiere weniger anspruchsvoll ist und Pigmentzellen, falls sie nur einen einigermaßen breiten kutikularen Saum haben, Sehfunktion zuschreibt, wobei der zu einer solchen Funktion unbedingt notwendige Zusammenhang mit Nervenfasern aber nie, wenigstens in den allerseltensten Fällen nachgewiesen ist: in neuerer Zeit, sage ich, sind durch Sharp, Patten und Ryder die Austern wieder sehend gemacht worden. Sharp (49) ist der einzige, der die vermeintlichen Sehorgane abbildet, und zwar in Fig. 2 der seinen Skizzen beigegebenen Tafel. Ich bekenne, daß es mir unverständlich, ja völlig unbegreiflich ist, wie man aus solch einem nichtssagenden Bilde so ohne jeglichen positiven Beweis und thatsächlichen Anhalt eine so weitgehende physiologische Folgerung ziehen kann. Nur die Beschränkung auf Schnittpräparate und der Verzicht auf Mazerationen ermöglicht derartige kritiklose Angaben und Behauptungen. Noch unverständlicher ist es mir, wie Patten (32), dessen Untersuchungen, namentlich bezüglich des Pecten-Auges, von weit größerer Sorgfalt sind, sich der Sharp'schen Deutung anschließen konnte. Er sagt, ohne selber genauere Beobachtungen bei Ostrea gemacht zu haben: „in the pigmented areas (die, wie ich oben hervorgehoben, nicht existieren) the same colorless cells, as in Arca, are seen surrounded by pigmented ones and undoubtedly represent scattered ommatidia. I can confirm the statement of Sharp, that Ostrea is sensitive to changes in the intensity of light“ (pg. 605 l. c.). Nun hat aber Sharp (43) nichts selbständig festgestellt, wie aus dem hierher gehörigen Satze hervorgeht: „that these animals possess a limited power of vision, there is no doubt, as it has been asserted by my friend Mr. I. A. Ryder, a most careful observer, that when a shadow passes over the extended edge of the mantle, it is instantly retracted“ (pg. 452 l. c.). Der „most careful observer“ Ryder schildert nun sein Experiment mit folgen-

den Worten (38) (seine Angaben beziehen sich auf Ostrea und Serpula): „when the former (ostrea) has its purplish tentacles extended from between its valves, and the latter its crown of cirri extended from its tube, if the hand is made to move rapidly over the water in the aquarium in a strong light, both these animals appear to be sensitive to the movement and independent of any jars or vibrations. The oyster under these circumstances at once retracts its sensitive mantle border, the wormes their cirri.“

Meiner Meinung nach ist die Konstatierung dieser Thatsache für den Nachweis der Lichtempfindlichkeit der Auster völlig wertlos. Man beobachte nur einmal das Stillleben in einem Aquarium, in welchem sich Austern und andere Muschelarten befinden. Man wird konstatieren können, daß eine Auster sehr häufig die vorgestreckten Tentakel einzieht und die Schalen schnell schließt, ohne daß auch nur die geringste Veränderung in der Intensität der Beleuchtung vorgenommen wurde. Es sind das Bewegungen, die das Tier sehr oft ausführt, und die offenbar auf rein taktile, nur für unsere Augen in ihrer Ursache nicht erkennbare Reize erfolgen. Denn ebenso oft, wie die vorbeigeführte Hand einen Schalenschluß bewirkt, mindestens ebenso oft, meist viel häufiger bleibt das stets in der gleichen Weise ausgeführte Experiment wirkungslos; der Schalenschluß ist also etwas rein zufälliges und in keiner Weise auf Lichtempfindlichkeit zurückzuführen. Das zeigt sich noch deutlicher, wenn man die Austern dauernd beschattet. Dann schließen sie ihre Schalen und öffnen sie wieder oder halten sie offen, ohne sie zu schließen, je nach ihrem Belieben, unbekümmert um Schatten oder Licht. Eine sorgfältige Abstufung des Experiments und eine wiederholte und genauere Beobachtung lehrt die ganze Regellosigkeit dieses angeblich beweisenden Vorganges und seine Unabhängigkeit von verschiedenen Lichteindrücken zur Evidenz. Ist somit die experimentelle Basis falsch, auf welche sich jene drei Beobachter stützten, so sind es auch die Schlußfolgerungen, und das um so mehr, als eine anatomische Grundlage für die Deutung des Vorganges nach der von jenen Autoren gewollten Richtung hin nicht existiert. Die Austern sind eben blind und ihre Pigmentzellen sind ganz harmlose, indifferente Gebilde.

Raduliden (Lima hians Chemn. und Lima inflata Chem.) (Fig. 15—24).

In einer kurzen, an anderer Stelle gegebenen Notiz (35) habe ich erwähnt, daß im Mantelrande der Raduliden zwei Formen von

Tentakeln vorkommen, die als „Sinnesfäden" und als „Drüsenfäden" zu unterscheiden sind, von welchen die ersteren am Schalenrande anliegen und kurz sind, während die letzteren mehr nach innen zu sich finden und jene bedeutend an Länge übertreffen. Diese aus dem mikroskopischen Schnittbilde erschlossene funktionelle Differenz erhält eine Bekräftigung, wenn man das lebende Tier untersucht. Berührt man mit dem Finger, einer Nadelspitze, einem Holzstäbchen oder irgend einem anderen ähnlichen Werkzeuge einen oder mehrere lange Fäden, so erfolgt gar keine Reaktion oder nur eine ganz geringe, die sich dann stets in einer mäßigen Zusammenziehung des insultierten Teiles, nicht aber des ganzen Fadens äußert. Es ist dabei völlig gleichgiltig, ob diese Berührung heftig war, oder ob man nur leise den Faden gestreift hat. Berührt man dagegen, wenn auch noch so sanft, einen der kurzen am Schalenrande gelegenen Tentakel, so erfolgt eine augenblickliche energische Kontraktion des durch Berührung gereizten Teiles und der nächsten Umgebung desselben. Ist der Reiz intensiver gewesen oder wird er längere Zeit fortgesetzt, so werden sämtliche Fäden des Mantelrandes eingezogen und die Muschel schließt sich, um erst nach verschieden langer Zeit, worauf die Intensität und die Dauer des Reizes einen Einfluß zu haben scheinen, sich wieder zu öffnen. Es ist dabei durchaus nebensächlich, ob man in der Mitte, vorn, hinten, oder am Rücken reizt, und ebenso, ob man Lima hians oder inflata nimmt: der Effekt ist stets und unter allen Umständen der nämliche. Es erhellt also aus dieser Beobachtung, daß die Gefühlswahrnehmung der Raduliden nur in den zu äußerst gelegenen Tentakeln zustande kommt und sich von hier aus, und zwar von jedem einzelnen Punkte aus, sofort und anscheinend gleichmäßig dem ganzen Körper mitteilt auf anatomischen Bahnen, die ich an anderem Orte beschrieben habe (34).

Entsprechend der differenten Funktion ist auch der Bau der Tentakel ein verschiedener.

Die Sinnesfäden besitzen auf ihrer ganzen Oberfläche ein pigmentloses Flimmerepithel, welches in allen wesentlichen und auch unwesentlichen Eigenschaften dem pigmentlosen Flimmerepithel von Ostrea und Anomia gleicht und auf dessen Beschreibung und Abbildung ich daher Verzicht leisten kann. Die Pinselzellen entsprechen im allgemeinen dem Flemming'schen Schema (Fig. 15 *a*), nur daß hier ein deutlich abgesetzter Kopf fehlt, der oberhalb des Kernes gelegene Teil der Zellen vielmehr

fast cylindrisch ist. An der freien Fläche glatt abgeschnitten tragen diese Gebilde auf doppeltem oder nur einfach erscheinendem Saume 4—6 starre, borstenförmige und in frischem Zustande leicht glänzende Haare, die sich proximalwärts oft bis in die Mitte des cylindrischen Leibes verfolgen lassen (Fig. 15 *a*). Der Kern ist oval oder rund und hat ein dunkel aussehendes, zentral gelegenes Kernkörperchen. Er bewirkt eine deutliche, zwiebelförmige Anschwellung, die er nicht völlig ausfüllt. Proximal geht letzterer in einen feinen, fadenförmigen Ausläufer über (Fig. 15 *a*), durch welchen die Sinneszelle im subepithelialen Gewebe befestigt ist. Die Nervenendfibrille, auf weit längere Strecken isolierbar, als das Fadenende, ist stets varikös und endet meistens im Kern, zuweilen im Kernkörperehen (Fig. 15 *a*). Die Länge dieser Pinselzellen, mit Ausschluß des fadenförmigen Fortsatzes, beträgt 25,2—30,6 μ bei einer bezüglichen Breite von 5,4—7,2 μ. Die zwiebelförmige Anschwellung nimmt von der Länge $^1/_4$ — $^1/_3$ für sich in Anspruch, das übrige entfällt auf den distal davon gelegenen Abschnitt.

Die Zahl derjenigen Fäden, deren epithelialer Belag eine solche Zusammensetzung zeigt, beträgt meistens drei, seltener mehr. Sie haben eine kegel- oder warzenförmige Gestalt, unterscheiden sich aber in ihrem Bau nicht unwesentlich. Die Außenfläche des äußersten Fühlers ist mit außerordentlich dicht stehenden Epithelzellen bekleidet (Fig. 16 II *e*), welche fast durchgängig lange spindel- oder stäbchenförmige Kerne besitzen und in ihren Maßen nur wenig von den vorhin beschriebenen Pinselzellen differieren. Die innere Fläche desselben Fühlers hat einen Epithelbelag, der von Zellen gebildet wird, welche mindestens um die Hälfte niedriger, aber um das doppelte breiter sind als jene und deren Kern stets kreisrund ist und zentral liegt. Die Innenseite hat also ausschließlich indifferente, die Außenseite dagegen reichlich mit denselben vermischte Sinneszellen. Die Fühler der nächsten beiden nach innen gelegenen Reihen zeigen hinsichtlich ihres Epithelbelages die gerade entgegengesetzte Anordnung (Fig. 16 I). Hier sind die Zellen der Außenfläche (Fig. 16 I *e*) niedrige und relativ breite Gebilde mit zentral gelegenem Kerne, der aber eine ovale Form hat; die der Innenfläche (Fig. 16 I *i*) und der Spitze sind hohe Zellen mit basalem Kern. Sie stehen nicht so dicht und eng, wie an der Außenfläche des äußeren Fühlers, gleichen denselben aber in allen sonstigen Eigenschaften vollständig. Hier hat also die innere Fläche Sinnesfunktion, während die äußere in-

different ist. Das in den Buchten zwischen den Tentakeln vorhandene Mantelrandepithel ist kubisch.

Die Tentakel der äußersten Reihe (Fig. 16 II) sind um weniges länger und fast noch einmal so dick, wie die Sinnestentakel der nächst inneren Reihen (Fig. 16 I). Die Muskulatur, die bei allen wesentlich Längsmuskulatur ist (Fig. 16 *lmm*) und nur wenige Ring- und Querfasern enthält (daher hier auch kaum eine Andeutung von Zottenbildung), ist in den äußeren stärker und massiger entwickelt als in den inneren Sinnesfäden; jene sitzen mit breiter, diese mit schmaler Basis dem Mantelrande auf.

Die Außenfläche der äußeren Tentakel geht kontinuierlich in die Außenfläche des Mantels über, wobei die hohen Cylinderzellen der ersteren allmählich breiter und niedriger werden, um im eigentlichen Mantel durch kubische ersetzt zu sein.

Wir kommen nunmehr zur Beschreibung der Drüsenfäden, welche ebenso wie die Mantelklappe bei Lima hians ein orangefarbenes oder ziegelrotes Kolorit, bei Lima inflata ein wundervoll zartes karmoisinrotes Pigment besitzen, das den Fäden am Rücken, welche sonst einen mit den übrigen Drüsenfäden durchaus übereinstimmenden feineren Bau haben, vollständig und allen anderen an ihrem Ursprunge aus dem Mantelrande fehlt.

Nimmt man eine lebende Lima hians aus dem Wasser oder stellt man jenen oben beschriebenen Versuch an, so bleiben am berührenden Finger oder am Instrumente Teile der inneren Fäden in großer Masse kleben, die sich nur unter vollständiger Zerstörung der Form wieder entfernen lassen. Bei inflata findet das nicht, oder doch wenigstens nicht in dem Grade statt. Dabei ist bemerkenswert, daß eine solche Verletzung, die unvermeidlich ist, ganz wie bei jenem oben beschriebenen Versuche eine kaum wahrnehmbare Reaktion hervorruft, welche sich nur in einer geringen und kurz dauernden Kontraktion der Fäden äußert, deren Spitze übrigens das nicht im Neste sitzende Tier fast stets leicht eingerollt trägt. Schneidet man einen der inneren Fäden, gleichgiltig von welcher Spezies, vom lebenden Tier ab und bringt ihn in einen Tropfen Seewasser, so kontrahiert er sich infolge der durch den Schnitt verursachten mechanischen Reizung der in ihm enthaltenen Muskeln und Nerven und der chemisch differenten Wirkung des an der Schnittstelle eindringenden Seewassers auf das Lebhafteste und führt schnelle, schlagende Bewegungen aus, die denen eines sich heftig krümmenden Wurmes gleichen und sehr lange

Zeit anhalten: eine Thatsache, deren in Bronn's Klassen und Ordnungen (4 pg. 398) mit fast den gleichen Worten gedacht ist.

Diese Fäden entbehren vollständig des Flimmerepithels und unterscheiden sich dadurch schon auf das schärfste von den Sinnesfäden. In der Axe der Fäden sieht man einen feinen, bei durchfallendem Lichte weiß erscheinenden Strang ununterbrochen von der Spitze bis zur Wurzel ziehen, welcher im proximalen Teile sehr breit ist, sich distalwärts in gleicher Weise wie der Faden verschmälert und in der Spitze fein endet. Es ist dies, wie genauere Untersuchung lehrt, der Hauptmuskel des Drüsenfadens, der retractor fili. Der Faden selber besteht aus ofenröhrenartig ineinander geschobenen Segmenten, welche am Ursprung desselben am breitesten sind, nach der Spitze zu sich allmählich verschmälern, aber gleichzeitig an Längenausdehnung zunehmen. Jedes Segment besteht aus zwei Abschnitten, die von ungefähr gleicher Länge sind. Manchmal ist der proximale Teil länger, manchmal der distale, was von den verschiedenen Kontraktionszuständen abhängt. Der proximale Abschnitt ist ein cylindrischer Strang (Fig. 17 *cy*), welcher bei der hians ein orangefarbenes Aussehen besitzt, bei der inflata dagegen fast hyalin erscheint mit leicht karmoisinfarbenem Anflug in seinem basalen Teile. Der distale Abschnitt ist bei beiden Spezies ein milchweißer Ring (Fig. 17 *dr*), der seitlich beiderseits über den proximalen um weniges hervorragt. Man erkennt eine solche Zusammensetzung auch schon mit bloßem Auge, indem die einzelnen Drüsenfäden, aber nur diese, quergestreift aussehen, dadurch, daß dunkle undurchsichtige Ringe mit hellen durchsichtigen regelmäßig abwechseln. Die äußeren Konturen dieses milchweißen Ringes sind konvex (Fig. 17 *dr*), der vordere und hintere Rand sind nach der Basis des Fadens zu leicht gewölbt. Am äußeren Rande des Ringes, aber auch nur hier, da wo derselbe nach hinten umbiegt, finden sich, das Niveau desselben überragend, Gebilde, die bei schwacher Vergrößerung wie Dornen aussehen (Fig. 17 *p*), während sie sich bei stärkerer in ein Bündel von 5—8 Borstenhaaren auflösen. Dieselben sind nur sehr spärlich bei Lima hians, zahlreicher bei Lima inflata vorhanden, hier aber an Zahl auch nur höchstens bis zu 6 an jeder Ringseite (Fig. 17 *p*). Diese Borstenhaare gehören zu Pinselzellen, welche vollständig denen in den Sinnesfäden gleichen und sich von ihnen bloß durch ihre größere Länge unterscheiden, welche circa 66,6 μ beträgt (Fig. 15 *b*). Sie vermitteln nur eine lokalisierte, eine auf den betreffenden Faden resp.

die betreffende Stelle des Fadens beschränkte Empfindung; niemals aber ruft ihre Reizung eine generelle Reaktion hervor.

Die cylindrischen proximalen Abschnitte der Segmente (Fig. 17 *cy*) besitzen bei Lima hians, wie schon bemerkt, ein orangefarbenes oder ziegelrotes Aussehen. Diese Färbung wird dadurch hervorgebracht, daß in dem Gewebe ein ganz unregelmäßig gestalteter körniger Farbstoff sich vorfindet, welcher nicht an Epithelzellen gebunden ist, sondern massenhaft in den Maschen der Bindesubstanz liegt und infolge der netzförmigen Struktur der letzteren eine netzförmige Zeichnung hervorruft. Im Gegensatze zu dem sehr widerstandskräftigen Pigmente bei Anomia und Ostrea und, wie ich hier vorwegnehmen will, bei den Pectiniden und Spondyliden, wird dieser Farbstoff durch Alkohol völlig ausgezogen. Seine mikrochemischen Reaktionen sind folgende: Durch konzentrierte H_2SO_4 nimmt er ganz allmählich einen tiefblauen Farbenton an, nach Ersatz der Säure durch Wasser und Verdrängen des letzteren wiederum durch die Säure wird das Blau in ein schmutziges Gelb verwandelt. Verdünnte H_2SO_4 greift ihn nicht an, ebenso wenig konzentrierte HCl, während Zusatz von verdünnter Salzsäure ein Gelbwerden hervorruft. Konzentrierte HNO_3 bewirkt zunächst eine so heftige Kontraktion des Fadens, daß die einzelnen Segmente auseinander reißen, dann wird das Pigment grünlich, um bald vollständig zu verblassen. Ähnlich, nur weniger stürmisch wirkt die dünne Säure. Essigsäure und kaustische Alkalien greifen das Pigment nicht an. Bei Lima inflata ist der, wie bereits bemerkt, karmoisinrote Farbstoff fast ausschließlich in den Nischen vorhanden, welche zwischen cylindrischem Abschnitt des einen und ringförmigem des nächst vorhergehenden Segments bestehen, wobei er zuweilen auf letzteres übergehen kann. Er ist von körniger Beschaffenheit und so unregelmäßig verstreut und spärlich vorhanden, daß er eine irgendwie ausgesprochene Zeichnung nicht hervorbringt. Er erhält durch konzentrierte H_2SO_4 ein gesättigteres Kolorit, wird durch alle übrigen Säuren, die ich, wie bei Lima hians, anwandte, zerstört und durch Alkohol ausgezogen.

Die cylindrischen Abschnitte (Fig. 17 *cy*) sind bei beiden Spezies mit einem hohen Cylinderepithel bedeckt, wie ich im Gegensatze zu Roule (37) besonders betonen will, das an seiner freien Fläche eine dicke, homogene und nirgends unterbrochene Kutikula besitzt; letztere mißt bei Lima inflata 6 μ, bei Lima hians 4 μ. Die sonstigen Bestandteile der Cylinder sind Binde-

substanz, Nerven und Muskeln, welch letztere eine deutliche Längsstreifung hervorrufen (Fig. 17 *cy*); ihre Verteilung soll später besprochen werden.

Das milchweiße Aussehen der ringförmigen Abschnitte der Segmente wird bedingt durch die Anwesenheit kugelrunder Elemente (Fig. 17 *dr*), die mit kleinen Tröpfchen prall erfüllt sind und namentlich reichlich in der äußersten Schicht sich finden, nach innen zu aber durch, wie es zunächst erscheint, andersartige ersetzt werden. Durch die lebhaften Kontraktionen, welche ein lebend abgeschnittener Faden im Seewasser ausführt, werden diese Tröpfchen aus ihren Behältnissen herausgepreßt, wobei sie durch Stomata hindurchzutreten scheinen, welche in der Kutikula, einer direkten Fortsetzung der undurchbohrten Kutikula am Cylinder, vorhanden sein müssen. Die herausgepreßten Tröpfchen kleben aneinander und bilden so Kugeln, welche zunächst dem Faden, resp. der Kutikula anliegen. Durch den fortwährenden Nachschub von innen werden die ersten Tropfenkugeln weiter abgedrängt, die einzelnen Tröpfchen separieren sich und verschwinden schliesslich als gestaltlich wahrnehmbare Objecte vollständig. An ihrer Stelle findet man den Faden von einer homogenen, stark lichtbrechenden Masse umgeben, die sich mit der Nadel in lange Fäden ausziehen lässt und offenbar schleimiger Natur ist. Diese Tropfenkugeln, welche aus Zellen entstammen, wie man nach Isolationen und an Schnitten sieht, sind jene „concrétions“, deren Bedeutung Roule (37) völlig unverständlich geblieben ist. Betrachtet man nicht die Umgebung des untersuchten Fadens und nicht die Oberfläche des ringförmigen Abschnittes, sondern stellt man das Mikroskop auf die tieferen Partieen ein, so sieht man, wie nach dem Auspressen der Tropfenkugeln die bezüglichen leer gewordenen und zusammengefallenen Behälter bei Seite gedrängt werden durch jene Gebilde, die anscheinend anders geartet waren, insofern sie homogen erschienen, die aber jetzt allmählich dieselbe Beschaffenheit annehmen wie die ersten und dabei immer mehr nach der Peripherie zu sich vorschieben, um schliesslich dasselbe Schicksal zu erfahren. Wir haben es hier offenbar also mit einem Sekretionsvorgange zu thun, der an jene kugelförmigen Gebilde geknüpft erscheint; dieselben sind also Drüsen, und da sie die einzigen epithelialen Bestandteile in den ringförmigen Abschnitten der inneren Mantelrandfäden darstellen, denn gewöhnliche Epithelzellen kommen hier nicht vor, und da ferner diese ringförmigen Abschnitte der physiologisch wichtigste Teil der inneren Fäden sind, so ist

die Bezeichnung der letzteren als „Drüsenfäden" gerechtfertigt. Die klebrige Beschaffenheit des fortwährend produzierten Sekretes, sowie die in nur geringem Maße vorhandene Sensibilität erklärt nun auch die oben mitgeteilte Thatsache, daß diese Fäden bei einem auch nur mäßigen Insulte abreißen und daß diese Verletzung fast spurlos an dem Tiere vorübergeht. Daß bei Lima inflata dieses Abbrechen sich in bedeutend geringerem Grade zeigt, rührt davon her, daß bei dieser Muschelart die Sekretion eine bei weitem schwächere, ich möchte sagen, trägere ist, als bei Lima hians.

Ein weiterer Einblick in die Organisation dieser Drüsenfäden und ein tieferes Verständnis des Sekretionsvorganges kann selbstverständlich nur durch Mazerationen und durch Schnittpräparate gewonnen werden. Die durch diese Methoden erzielten Resultate sollen jetzt mitgeteilt werden.

Isolationen gelingen an diesen Fäden sehr leicht; am besten haben sich mir von allen Reagentien die Osmiumsäure (0,1 % Lösung) bei 6—10stündiger und ein Gemisch von 30 gr. Kali bichromicum (1 % in Seewasser) mit 30 gutt. Eisessig und 30 gutt. 1 % Osmiumsäure bei circa viertägiger Einwirkung bewährt. Färbt man nach Mazeration in letzterer Flüssigkeit mit Boraxkarmin nach, so kann man gute und instruktive Dauerpräparate herstellen.

Es zeigt sich nun, daß die Drüsen, um die es sich hier handelt, einzellige Schleimdrüsen sind. Dieselben erscheinen in drei Hauptformen, die, durch zahlreiche Übergänge zu einer kontinuierlichen Reihe verbunden, als drei Hauptstadien der Drüsenthätigkeit zu betrachten sind.

Die zahlreichsten sind jene einzelligen Schleimdrüsen, deren Inhalt, wie oben erwähnt, in einzelne kleine Tröpfchen zerfallen ist. Letztere sind meistens von kugelrunder Gestalt, die durch gegenseitigen Druck hie und da einer polyedrischen gewichen ist (Fig. 18 *a*). Ihre Grösse schwankt zwischen 1,8 — 5,4 μ; doch sind die in einer Zelle enthaltenen gleich groß. Die Gestalt der Zellen ist eiförmig; der spitze Pol ist der freien Seite zugekehrt, der runde basalwärts gerichtet (Fig. 18 *a*, *dr*). Ihre Länge, d. h. die Länge der Drüse schwankt zwischen 27,0—43,2 μ bei einem bezüglichen Breitendurchmesser von 19,8—23,4 μ. Außer den Schleimtröpfchen, welche stets scharf konturiert sind, sieht man ferner in einer solchen Zelle basalwärts, d. h. im runden Eipole, einen kleinen, kreisrunden oder ovalen Kern liegen (Fig. 18 *a*, *drk*), welcher sich intensiv färbt und weitere Differenzierungen nicht zeigt. Er ist von einem schmalen Hofe von ganz blassem Protoplasma umgeben,

welches sich gegen den später noch zu erwähnenden Stiel der Drüsenzelle konvex abgrenzt (Fig. 18 *a*). Eine Sonderung in Filar- und Interfilarsubstanz (Flemming) ist in ihm nicht wahrzunehmen; sein Färbevermögen hat es völlig eingebüßt und erscheint eigentümlich verzerrt. Die Tropfen selber nehmen bei der oben an zweiter Stelle erwähnten Methode und nach Färbung in Boraxkarmin einen rötlichgelben, in reiner Osmiumsäure einen strohgelben Farbenton an und bleiben in Saffranin, Bismarckbraun und anderen Anilinfarben ungefärbt.

Die zweite Haupterscheinungsform (Fig. 18 *c*) zeigt uns die Drüsen zunächst bedeutend kleiner als die vorigen; die kleinsten der letzteren übertreffen die grössten von diesen noch um ein bedeutendes an Länge; ihre Maße schwanken zwischen 12,6—23,4 μ. Die Gestalt dieser Drüsen ist keulenförmig (Fig. 18 *c*), der breite Teil der Keule ist nach der freien Seite, der schmale nach dem Stiele der Drüsenzelle gerichtet. Ihr Inhalt sondert sich scharf in zwei Substanzen, welche sich durch einen distal konvexen Bogen gegeneinander abgrenzen (Fig. 18 *c, dr* und *pl*). Beide Substanzen sind nicht immer in gleicher Masse vorhanden; in den einen überwiegt die proximal, in den andern die distal gelegene. Dabei ist zu beachten, daß die kleinen Drüsen überwiegend die erstere Substanz, die größeren überwiegend die letztere besitzen. Die proximale Substanz ist das Protoplasma der Zelle (Fig. 18 *c, pl*). Dasselbe ist „zart granuliert" (auch hier ist eine Sonderung in die beiden Bestandteile der Filar- und Interfilarsubstanz (Flemming) in meinen Präparaten nicht erkennbar gewesen) und färbt sich nur schwach. Es enthält den meist kreisrunden Kern, in dem ein Kernkörperchen zuweilen wahrgenommen werden konnte. Je nachdem das Protoplasma in reichlicher oder geringer Menge vorhanden ist, wechselt die Lage des Kernes in ihm. Bei reichlichem Plasma liegt er fast zentral in der Zelle, bei spärlichem findet er sich mehr proximalwärts (Fig. 18 *c, drk*); sein Durchmesser beträgt ungefähr 5 μ und ist von dem der Kerne in der ersten Drüsenform nicht verschieden. Die im distalen Teil der Drüse gelegene Masse (Fig. 18 *c, dr*), die offenbar auf Kosten des Protoplasma sich vermehrt, erscheint in den meisten Fällen homogen. Sie färbt sich in Osmium intensiv schwarz, in Karmin tief rot und nimmt begierig Anilinfarben auf, wie dies schon Roule (37) für seine „concrétions" angegeben hat. Je reichlicher sie sich aber entwickelt, je größer ihre Masse wird, desto mehr legt sie die geschilderten Eigenschaften ab. Zunächst schwindet die Homogenität. Anfangs

ganz vereinzelt, dann immer reichlicher, sieht man in ihr helle, kreisrunde Stellen auftreten, die vorerst noch nicht nebeneinander liegen, sondern sich zersteut, aber vorwiegend in der Peripherie finden und sich als Tropfen in der homogenen Masse dokumentieren. Je weiter dieser Tropfenzerfall fortschreitet, desto mehr verändern sich die tinktorialen Charaktere; nur noch wenige Stellen sind intensiv gefärbt und bilden in dem vorgeschrittensten Stadium einzelne farbige Inseln in dem blassen Tropfenmeere, die dann als Kerne imponieren können und so den Eindruck einer Vielkernigkeit der Drüsenzellen hervorzurufen vermögen. Es ist das aber nicht richtig, diese Gebilde sind einkernig und meine an anderer Stelle gemachte gegenteilige Angabe (35) daher zu rektifizieren. Schließlich, während das Protoplasma mit seinem Kerne immer mehr proximalwärts gedrängt wurde, ist der ganze übrige Inhalt in Tropfen zerfallen und wir haben nun wiederum die erste Drüsenform vor uns (Fig. 18 *a*).

Die einzelnen Phasen des Prozesses, wie sie hier geschildert wurden, dokumentieren sich selbstverständlich in den Präparaten als ebenso viele Zustände der einzelnen Zellen, welche durch das zur Verwendung gelangte Reagens fixiert worden sind. Daraus aber, daß sich diese Zustände stets gleichzeitig und an gleichen Gebilden vorfinden, erhellt die Berechtigung, sie zu einem Vorgange zu kombinieren.

Die dritte Form, in welcher die einzelligen Drüsen erscheinen, ist von den beiden vorigen sehr verschieden. Zunächst sind diese Drüsen sehr klein, ihre Maße schwanken zwischen 9,0—12,6 μ. Sie erscheinen im optischen Querschnitt als fast kreisrunde Gebilde, und so trifft man sie am zahlreichsten an (Fig. 18 *d*). Im optischen Längsschnitt sind es schmale Cylinder, deren periphere Hälfte einen plasmatischen Inhalt besitzt. Letzterer erscheint gewöhnlich zart granuliert, nur selten kann man eine Anordnung in FLEMMING'sche Filar- und Interfilarsubstanz erkennen. Er färbt sich in allen Farbstoffen nur mäßig stark. Der Kern ist kreisrund und liegt gewöhnlich zentral. Diejenigen Zellen, in denen man ihn im optischen Querschnitt an die Seite gerückt findet (Fig. 18 *d*), machen von den anderen einen insofern verschiedenen Eindruck, als ihr Protoplasma sich kaum färbt und viel weniger granuliert erscheint. Indessen, ob wir es hier mit zwei verschiedenen Zuständen zu thun haben, oder ob die Differenz auf eine ungleiche Einwirkung des Reagens zurückgeführt werden muß, vermochte ich nicht klar zu stellen. In einzelnen dieser Formen zeigte sich,

wenn auch nur angedeutet, eine Veränderung des Inhaltes, indem ein kleiner Teil desselben, und zwar der am meisten peripher gelegene, eine weit größere Färbbarkeit besaß, als das übrige Plasma, und durchaus homogen erschien.

Gemeinschaftlich allen drei Drüsenformen ist der Mangel einer eigentlichen Zellmembran und die Lagerung in einer Kapsel. Letztere ist sehr zart und reißt daher manchmal ein (Fig. 18 *a* bei *x*). Nach außen, d. h. noch der freien Seite zu, ist sie außerordentlich verdickt (Fig. 18 *b*, 22 *cu*) (nur in Sublimatpräparaten erschien sie gleichmäßig; Fig. 20 und 21) und bildet so eine Kutikula, die als direkte Fortsetzung der des cylindrischen Segmentabschnittes erscheint. Sie färbt sich in Osmium tief schwarz und ist am freien Pole der Drüsenzelle zum Durchtritt des Sekretes durchbohrt (Fig. 22 bei *x*). Wirft man eine Lima in ein Gemisch von 0,5 gr. Osmium (1 $^0/_0$), 3,0 gr. Eisessig, Glycerin 20,0 gr. und Aq. dest. 30 gr, so ist nach einer Stunde das ganze Gewebe leer und nichts mehr erhalten, als die Kapseln der Drüsen (Fig. 19). Dieselben bilden ein häutiges Gerüst mit scharfen Konturen, welche genau die Konturen der Drüsen wiedergeben. In ihnen allen erkennt man die ovalen oder kreisrunden Stomata (Fig. 19 *sto*) in der Kutikula, welche in der freien, spitzen Wölbung derselben sich finden, deren Vorhandensein aus dem am lebenden Tiere beobachteten Auspressen des Sekretes erschlossen wurde und die somit sich nicht erst kurz vor der Ausstoßung des Sekretes bilden [1]).

---

1) Ich will hier beiläufig eine interessante Differenz erwähnen, die zwischen Lima hians und inflata sich zeigt, wenn man die lebenden Tiere in das oben erwähnte Gemisch wirft. Bei der ersten Spezies brechen sofort in stürmischer Weise sämtliche sekretorischen Fäden bis zur Wurzel ab, so daß es fast wie eine Selbstverstümmelung des Tieres aussieht, während bei der letzteren ein solcher Vorgang nicht statt hat. Es scheint das zusammenzuhängen mit der größeren Lebendigkeit, der energischeren Äußerung der Lebensthätigkeit, mit dem lebhafteren Naturell der hians. Ganz abgesehen von der viel reichlicheren Schleimsekretion, deren schon gedacht wurde, bewegt sich die hians, sofern sie sich kein Nest gebaut hat, viel öfter und schneller als die inflata. Während letztere meist träge auf dem Boden ruht und langsam und langweilig die Fäden hin und her schwingt, und, wenn sie, was sehr selten vorkommt, schwimmt, sich nur auf kurze Strecken fortbewegt, ist die hians eigentlich stets in actione. Liegt sie auf dem Boden, so bewegen sich die Fäden in schnellem Tempo nach allen Seiten, bald sich ausstreckend, bald sich zusammenziehend. Aber sie scheint es nie lange auf einem Fleck aushalten zu können. Bald erhebt sie sich, wobei mir der

Die Kapsel setzt sich proximalwärts fort in einen schmalen Stiel (Fig. 18 *a* und *c* bei *st*), mit welchem sie in mir unbekannt gebliebener Weise im subepithelialen Gewebe wurzelt. Derselbe ist von verschiedener Länge; manchmal ist er kleiner als die eigentliche Drüse, manchmal hat er die gleiche Ausdehnung; am häufigsten trifft man Zellen, deren Stiel länger ist, als der drüsige Teil. Die Drüsen brechen meistens, namentlich nach Mazerationen in Osmiumsäure, von den Stielen ab, die dann als starke Stümpfe (Fig. 18 *a*, *st*) aus der subepithelialen Schicht hervorragen. Das Protoplasma der Drüsenzelle grenzt sich in basalwärts konvexem (Fig. 18 *a* und *c*), scharfem Kontur gegen den Stiel ab, der ganz homogen erscheint.

Mechanismus dieses Erhebens vollständig rätselhaft blieb, und schwimmt mit schnellen, fast hastigen Bewegungen oft durch das ganze Seewasserbecken, die Drüsenfäden nach hinten, d. h. der Schwimmrichtung entgegengesetzt, dicht aneinander gelegt, so daß sie wie ein Schopf nachziehen, der durch das Wasser leicht bewegt wird. Hat sie sich niedergelassen, so beginnt das lebhafte Fadenspiel von neuem, um nach nicht allzu langer Zeit durch eine Ortsbewegung wieder unterbrochen zu werden. Eine Lima hians gewährt der Betrachtung einen hohen Genuß durch ihre Lebendigkeit, eine inflata durch die Zartheit des Kolorits.

Aus der freien Beweglichkeit der Raduliden schloß Grube (20), daß dieselben ein Sehvermögen wahrscheinlich besäßen. Er bewies diesen Schluß allerdings nicht, wie er denn in dem zitierten Aufsatze sich mit Lima nicht weiter beschäftigte. Daß auch bei Lima, ebensowenig wie bei Anomia und Ostrea, lichtempfindliche Zellen vorhanden sind, geht aus meiner Schilderung hervor; auch Sharp hat bei Lima squamosa keine sehenden Pigmentzellen gefunden. Trotz des Mangels an optischen Apparaten also findet sich hier eine gut entwickelte Fähigkeit schneller und plötzlicher Ortsveränderung. Man wird daher den von Gegenbaur (19) in der zweiten Auflage seines Grundrisses in § 272 aufgestellten Satz: „Sehorgane kommen allen, freierer Bewegung sich erfreuenden Abteilungen der Mollusken zu“ in dieser allgemeinen Fassung fürder nicht mehr gelten lassen können. Grube (20) meinte, daß diejenigen niederen Tiere, welche mit freier Ortsbewegung ausgestattet sind, das Vermögen besitzen müssen, sich über ihre Umgebung zu orientieren und daß dieses von der Natur durch zwei Mittel erreicht wird, durch Einrichtung von Fühlfäden und von Augen. Auch dieser Satz ist in seiner Allgemeinheit unrichtig. Die Fühlfäden der von mir untersuchten Raduliden sind vermöge ihrer Kürze und infolge des Ortes ihrer Existenz schlechterdings absolut außer Stande, den Tieren beim Schwimmen die Orientierung zu ermöglichen. Wir stehen hier vielmehr vor einem noch ungelösten, interessanten biologischen Problem.

In seiner Wurzel, dicht über der subepithelialen Schicht, wo er etwas verbreitert ist, enthält er einen großen, sich intensiv färbenden Kern von kreisrunder Gestalt (Fig. 19 *a* und *c*, *stk*), um welchen herum ich niemals, ebensowenig wie im übrigen Stiel, auch nur andeutungsweise protoplasmatische Substanz wahrgenommen habe. Letztere ist ausschließlich im eigentlichen Drüsenkörper der becherförmig aussehenden Drüsenzelle vorhanden und vermischt sich, trotzdem sie von keiner besonderen Membran umhüllt ist, — denn die Kapsel ist davon ein dem Wesen nach offenbar völlig verschiedenes Gebilde — nie mit dem eventuellen Inhalte des Stieles und rückt niemals in denselben hinein. Drüsenkörper und Stiel, obwohl von gemeinsamer Kapsel umhüllt, sind streng geschiedene Bestandteile der Drüse, wie ein Blick auf die Figuren 18 *a* und *c* lehrt; der Übergang von dem fast hyalinen Stiel zur eigentlichen Drüse ist stets ein plötzlicher.

Auf Längsschnitten durch den Mantelrand und die Fäden, die in 6—8 Reihen angeordnet sind, erkennt man zunächst, daß das kubische Epithel des ersteren beim Übergang in letztere cylindrisch wird und gleichzeitig an Höhe zunimmt (Fig. 20 *f*). Die Cylinderzellen des Fadenfußes sind eng aneinander gedrängt, haben einen zart granulierten Inhalt und einen central gelegenen Kern. Ihr freier Kontur trägt keine Wimpern, nur eine zarte Kutikula. Sie nehmen, je weiter man sich vom Ursprung des Fadens entfernt, an Höhe immer mehr zu und gruppieren sich zu Zotten, in deren Axe die subepitheliale Schicht sich konisch hineinerstreckt (Fig. 22). Hier haben, wie die Betrachtung der lebenden Fäden gelehrt hat, die Zotten, die deutlich nur an Längsschnitten durch die Mitte des Fadens zu erkennen sind, eine andere Bedeutung, als in den Tentakeln von Anomia und Ostrea; sie sind nichts anderes als die durchschnittenen, seitlich überstehenden, ringförmigen Teile der Fadensegmente. Der cylindrische Abschnitt der letzteren schrumpft bei der Konservierung derartig, daß er als gesondertes Gebilde nicht mehr erkannt werden kann (Fig. 20). Mit dem Auftreten der Zottengruppierung, d. h. der Ringbildung, geht eine Veränderung der Epithelzellen einher, die außer in der Höhenzunahme sich noch dadurch kenntlich macht, daß der Inhalt ein hyaliner wird, wenigstens niemals mehr eine Granulierung erkennen läßt, der Kern basalwärts rückt und der kutikulare Saum an Breite zunimmt. Anfänglich sind die Zotten niedrig (Fig. 20 *x*) und schmal und enthalten keine Drüsen. Sie nehmen aber schnell an Umfang und Höhe zu und

gleichzeitig treten dann die Drüsen auf, und zwar an der Innenfläche des Fadens (Fig. 20 *i*) um 6 Zotten früher, als an der Außenfläche (Fig. 20 *e*). Die Drüsenringe der sekretorischen Fäden sind also bei ihrem ersten Erscheinen nicht geschlossen, sondern nur Drüsenhalbringe, während die Außenhälfte noch indifferent ist. Die Drüsen sind in den ersten Ringen, in welchen sie sich finden (Fig. 20), nur spärlich vorhanden, mehr nach der Spitze zu werden sie immer reichlicher und in dieser selber überwiegen sie die übrigen Bestandteile des Fadens so sehr, daß namentlich auf Schrägschnitten (Fig. 24) man nur Drüsen, resp. das von deren Kapseln gebildete Gerüst findet, von Muskeln aber fast nichts erblickt. Die drei vorhin genauer beschriebenen und als ebensoviele Hauptstadien der Thätigkeit erkannten Formen der Drüsen findet man auch an Schnitten wieder (Fig. 21, 22, 24). Es überwiegen auch hier diejenigen an Zahl, welche unmittelbar vor der Ausstoßung des Sekretes stehen, während die zweite Form weniger reichlich ist und stets nach innen von der ersten, der Fadenaxe zu liegt. Man sieht dies namentlich deutlich an Querschnitten (Fig. 21), wo die dunkel gefärbten homogenen Drüsen im zweiten Gliede sich finden, die schwach gefärbten mit Tropfeninhalte im ersten. Dabei ist zu beachten, daß an der Innenfläche immer mehr von ihnen vorhanden sind (Fig. 21 *i*), als an der Außenfläche des Fadens (Fig. 21 *e*), daß also die Drüsenringe in sich von ungleicher Dicke sind. An verschiedenen Stellen findet man das Sekret in Gestalt kurzer, buckelförmiger Erhebungen der freien Fläche der namentlich nach Fixierung in Flemming'scher Lösung sehr breit und dunkel erscheinenden Kutikula aufsitzen (Fig. 22 *x*). Die dritte Form ist im konservierten Material überaus schwer zu erkennen, weil die Kapseln der Drüsen nach Entleerung des Sekrets zusammenfallen und von den beiden anderen Hauptformen in den Hintergrund gedrängt werden. Man kann auf ihre Anwesenheit nur daraus schließen, daß an einzelnen Stellen, die dicht über dem subepithelialen Gewebe liegen, eine netzförmige Zeichnung zu sehen ist (Fig. 21 *y*, 22 *y*). In den Maschen des Netzes findet man bei sehr starken Vergrößerungen eine leicht granulierte, protoplasmatische Substanz und hie und da, wenn auch sehr selten, in der letzteren einen kleinen Kern. Die netzförmige Zeichnung, die man besonders häufig bei Lima hians trifft, muß dann als durch die Drüsenkapseln hervorgebracht betrachtet werden. An Schnitten läßt sich die Zugehörigkeit der einzelnen Drüsen zu ihren bezüglichen Stielen nicht mehr feststellen, die basal ge-

legenen Kerne der letzteren bilden eine dichte Reihe über der subepithelialen Schicht (Fig. 21 *k*, 22 *k*).

Die Drüsenfäden besitzen Längs- und Quermuskeln. Der große in der Axe des Fadens verlaufende und dessen massigsten Bestandteil bildende *retraktor* (Fig. 20 *lmm*, 23 *lmm*), dessen einzelne Bündel auf Querschnitten ein an quergeschnittene markhaltige Nerven erinnerndes Bild darbieten (Fig. 21 *lmm*), ist der stärkste; er verleiht dem frischen Faden ein längsstreifiges Aussehen, das sich namentlich an Tangentialschnitten durch den Muskel (Fig. 23 *lmm*) deutlich wiederholt. Die mehr unter der Epithelschicht in der Bindesubstanz verlaufenden Längsfasern und die sehr starken Quermuskeln (Fig. 21 *qmm*) sind sämtlich als seine Äste zu betrachten. Zwischen seinen Bündeln finden sich keine deutlich differenzierten Gefäße, sondern zahlreiche lakunäre Bluträume, die in mannigfachster Kommunikation miteinander stehen und deren wechselnder Füllungsgrad die mit den verschiedenen Kontraktionszuständen einhergehende wechselnde Turgescenz der Drüsenfäden bedingt.

Die einzelligen Drüsen, welche in den Drüsenfäden der Raduliden sich finden, weichen, wie dies aus obiger Schilderung hervorgeht, von den Becherzellen der Ostreiden und Vertebraten, mit welchen sie füglich verglichen werden können, wenn auch andere Epithelzellen zwischen ihnen fehlen, nur in einem Punkte ab; und zwar bildet den Unterschied der Stiel. Allerdings sind gestielte Becherzellen schon seit langem bekannt; indessen haben dieselben im Gegensatz zu den hier vorkommenden, einen kernlosen schmalen Stiel, der als schwanzförmiger Fortsatz im Gewebe wurzelt, während hier im basalsten Teile des Stieles ein deutlicher, relativ großer Kern vorhanden ist (Fig. 18 *a* und *c*, *stk*). Ich halte indessen diese Differenz für nicht wesentlich; auf dieselbe ausdrücklich hinzuweisen, wollte ich nicht unterlassen.

Von Wichtigkeit für die Theorie der Sekretion aber scheinen mir die Vorgänge zu sein, wie sie an diesen Gebilden sich abspielen und deren Aufeinanderfolge man teils direkt sehen, teils mit größter Wahrscheinlichkeit erschließen kann.

Zunächst geht aus dem, was ich geschildert, mit aller wünschenswerten Deutlichkeit hervor, daß der von Stöhr (46) für Vertebraten aufgestellte Satz: „Die meisten Drüsenzellen gehen beim Sekretionsakte nicht zu Grunde, sondern sind im stande, denselben Prozeß mehrfach zu wiederholen“ (pg. 33), auch hier zu Recht besteht. In der That sind die einzelligen Drüsen, um welche es sich hier

handelt, sehr beständige Gebilde, „der Sekretionsakt“, um mit Stöhr zu sprechen, „endigt nicht mit dem Untergange der sezernierenden Zelle“. Die totale Ausstoßung, die List (29) bei Tethys fimbriata an ähnlichen drüsigen Gebilden gesehen haben will, kommt hier nicht vor.

Wie aber geht die Erneuerung des erschöpften Plasma dieser Drüsen vor sich?

Daß der Rest von Zellsubstanz mit Kern, welcher nach Entleerung des Sekretes übrig bleibt und allerdings in jeder Beziehung stark verändert ist, durch Aufnahme hämatolymphatischer Flüssigkeit eine restitutio in integrum erfährt, läßt sich freilich nicht sehen. Aber noch weniger kann das Gegenteil wahrscheinlich gemacht werden, daß er degeneriert, der Resorption anheimfällt. Denn für den Ersatz der verschwindenden histiologischen Elemente ist gar keine Vorsorge getroffen. Es sind hier keine Plasmazellen vorhanden, die sich zu Becherzellen umwandeln könnten. Flemming (15) kommt in seiner zweiten Abhandlung über Molluskenhistiologie (pg. 464) zu dem Schlusse: „Die Schleimdrüsenzellen sind . . . . vollständige Äquivalente der Zellen, welche die Maschenräume der Bindesubstanz erfüllen; öfter sieht man auch deutlich mehrere der letzteren mit einer ausmündenden Drüsenzelle zusammenhängen.“ Er sagt weiter auf derselben Seite: „Es ist also, wenn nicht allein, so doch vorwiegend, die Zelle des Bindegewebes, die durch Metamorphose ihres Leibes die Massen von Schleim produziert, mit welchen die Haut der Landschnecken sich zu decken vermag; ja da die Maschen der Bindesubstanz mit den ausmündenden Zellen kommunizieren, so kann man sagen, daß das ganze subepitheliale Bindegewebe an dieser Art der Schleimsekretion beteiligt ist.“ Er vindiziert diesen Sätzen eine allgemeine Giltigkeit für Mollusken. Simroth (44) schließt sich der Flemming’schen Anschauung durchaus an und glaubt in einem Präparate, das er von Helix pomatia gefertigt (l. c. Taf. XXI, Fig. 36), deutlich die Übergänge von Flemming’schen Zellen zu Drüsenzellen sehen zu können. Er glaubt ferner, daß die Schleimdrüsen, um die es sich da handelt, mehrzellig seien, worauf ich an dieser Stelle nicht weiter eingehen kann. Was zunächst die von Simroth abgebildete Figur anlangt, welche die thatsächliche Unterlage für seinen Anschluß an Flemming bildet, so muß ich bekennen, daß ich aus solch einem Bilde überhaupt niemals einen Schluß ziehen würde, und zwar nach keiner Richtung hin; denn das, was Simroth zeichnet, kann ebensogut auf irgend eine andere Theorie angewandt und bezogen werden. Die Zeichnung

und, wenn dieselbe eine getreue Wiedergabe ist, das Präparat besitzen keineswegs die notwendige Klarheit und zwingende Beweiskraft, wie SIMROTH meint. Zufolge seiner l. c. pg. 325 gegebenen Erklärung stellt die Zelle *c* ein weiter entwickeltes Stadium von *b* dar, *e* die weitere Entwicklung von *d*, *g* von *f*: daß aber dies alles kontinuierliche Übergänge identischer Gebilde sind, ist aus der Figur in keiner Weise zu erkennen.

FLEMMING'S Ansicht scheint die zu sein, daß die Drüsenzelle und die Schleimzelle identisch sind. Es ist mir aber aus seiner Auseinandersetzung nicht klar geworden, ob er glaubt, daß erstere bei dem Sekretionsakte zu Grunde geht und durch umgewandelte Gebilde der letzteren ersetzt wird, oder ob der Schleim, der von den in den Maschen des Bindegewebes sich findenden Zellen stammt, durch Vermittelung jener Drüsen nach außen befördert wird. Im ersteren Falle hätten wir es mit einer ähnlichen Theorie zu thun, wie sie BROCK für die Fußdrüse der stylommatophoren Pulmonaten neuerdings aufgestellt hat (3), und meinen an anderem Orte (36) dagegen geltend gemachten Bedenken würde dann auch hier Raum zu geben sein. In letzterem Falle müßte die FLEMMINGsche Anschauung eine Einschränkung erfahren, da sie in dem von ihm aufgestellten generellen Umfange bei den bisher hier beschriebenen Acephalen keine thatsächliche Unterlage hat. Schleimzellen kommen bei Anomia vor, wo Drüsen fehlen, bei Ostrea stehen sie mit den Becherzellen und der zweiten Drüsenart in keiner Verbindung, wenigstens habe ich nie auch nur das geringste davon wahrgenommen; sie fehlen bei Lima hians und inflata in den Maschen der Bindesubstanz vollständig. Ein Ersatz der einzelligen Schleimdrüsen durch FLEMMING'sche Zellen oder ein Zusammenhang beider miteinander ist also hier nicht möglich. Auch andere Epithelzellen, welche sich zu Drüsenzellen verwandeln könnten, fehlen, wie schon bemerkt, vollständig, denn die einzigen epithelialen Elemente der Drüsenfäden sind, abgesehen von den paar Pinselzellen, eben nur die einzelligen Schleimdrüsen. Den Kern des Stieles und des letzteren eventuellen Inhalt in Anspruch zu nehmen, liegt ebenfalls keine Berechtigung vor, da rein gar nichts im Aussehen derselben, namentlich in dem des Kernes, auch nur entfernt auf einen solchen Vorgang deutet. Es fehlt somit die Möglichkeit, andere histiologische Elemente (FLEMMING'sche Zellen), als die einzelligen Gebilde, für die Schleimsekretion verantwortwortlich zu machen, und es fehlt auch jegliches Moment, das für eine Neubildung von Drüsenzellen in den Drüsenfäden der

Raduliden unter normalen Verhältnissen verwertet werden könnte. Man muß daher per exclusionem dazu kommen, die unbedingt notwendige Restitution des durch den Absonderungsprozeß veränderten Plasma der Drüsenzelle in diesen Plasmarest selber zu verlegen. In welcher Weise aber der Ersatz, oder vielmehr die Neubelebung erfolgt, ob da gleiche oder ähnliche Vorgänge statthaben, wie ich sie an den Zellen der Fußdrüse der Opistobranchier (36) beobachten konnte, im speziellen, ob dem Kern eine besondere und dann aktive Rolle dabei zuerteilt ist, das kann ich nicht sagen. Die Möglichkeit, namentlich des letzteren Umstandes, ist nicht auszuschließen; es wird späteren, vorzüglich auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen vorbehalten bleiben müssen, den notwendigen Aufschluß zu liefern.

Zuerst durch Schiefferdecker (39), dann besonders durch List in dessen überaus zahlreichen Arbeiten über Becherzellen der Vertebraten haben wir kennen gelernt, daß das nach der Flemming'schen Terminologie aus Filar- und Interfilarsubstanz bestehende Plasma der Drüsenzellen in der Thätigkeit eine Umwandlung dahin gehend erfährt, daß das Sekret in fixierten Objekten in Form von Strängen erscheint. List hat dabei, wie dies Stöhr (47) nachgewiesen, eine Verwirrung in der Nomenklatur hervorgerufen, indem er die Sekretstränge im fixierten Präparate mit den Netzsträngen des Plasma verwechselte. Aber abgesehen davon: die von Schiefferdecker und List geschilderten Thatsachen habe ich hier nicht wiederzufinden vermocht, obgleich ich im wesentlichen mit denselben Methoden arbeitete, wie jene Forscher. Wenn jene Sekretstränge in Wirklichkeit vorhanden sind, wenn sie nicht, wie ich fast vermuten möchte, als durch die Fixierung und Konservierung hervorgerufene Artefakte zu betrachten sind (auch Stöhr (47) scheint dieselben als Kunstprodukte anzusehen), in welchem Falle die Erkenntnis ihrer Anwesenheit und die Besonderheiten in ihrer Anordnung, auf die namentlich List ein sehr bedeutendes Gewicht legt, für das Verständnis des Sekretionsprozesses völlig wertlos wären, dann läge hier eine tiefgreifende Differenz zwischen Vertebraten und Muscheln vor bei einem Vorgange, der gebunden an ähnliche histiologische Substrate den gleichen physiologischen Effekt hat. Hier geht die Umwandlung des Drüsenplasma in Sekret so vor sich, daß des ersteren peripherer Abschnitt zu einer homogenen, keinerlei Struktureigentümlichkeiten zeigenden und durch ihre anilinophile Eigenschaft ausgezeichneten Substanz wird, die basalwärts fortschreitend

auf Kosten der Zellsubstanz wächst. Unter Verlust der tinktorialen Besonderheit zerfällt sie in Farbstoff scheuende (sit venia verbo) Tröpfchen (bei Ostrea in eosinophile Tröpfchen), die als definitives Sekret die Zelle verlassen. Die Schilderung, welche F. E. Schulze auf pg. 152 seiner berühmten Arbeit „Epithel- und Drüsenzellen“ (41) vom Sekrektionsvorgange giebt, reiht sich viel eher den von mir geschilderten Thatsachen an, als den List'schen Angaben. Das Gleiche ist der Fall mit den Auseinandersetzungen von Stöhr (46), in dessen Histologie pg. 32/33, dessen Darstellung und Abbildung des Sekretionsvorganges in den Becherzellen der Wirbeltiere mit meiner Beschreibung völlig übereinstimmt. Beide Forscher aber erwähnen eines Zerfalls der Sekretmassen in kleine Tropfen nicht und gerade dieser Tropfenzerfall scheint es zu sein, welcher den charakteristischen Unterschied bildet zwischen den Becherzellen, beziehentlich den einzelligen Drüsen der Ostreaceen und Vertebraten. Béla Haller (21 pg. 89) teilt mit, daß an den Stellen der Mundhöhle von Rhipidoglossen, wo Becherzellen liegen, außer diesen und offenbar indifferenten noch eine dritte Zellart sich findet, deren Körper auffallend granuliert ist und einen „im Gegensatze zu jenem der indifferenten Zellen runden Kern, ähnlich jenem der Becherzellen“ enthält. „Die Lagerung dieser Zellen ist dabei eine solche, daß je eine solche Zelle stets von zwei indifferenten Zellen begrenzt wird. An Stellen, wo die Becherzellen fehlen, kommt diese Zellart nicht vor“. Während Haller glaubt, hier Jugendformen von Becherzellen vor sich zu haben, ist es mir nicht einen Augenblick zweifelhaft, daß diese Gebilde ruhende, oder, wie Schiefferdecker richtiger sagt, „sekretleere“ Becherzellen sind, die eben infolge ihres sekretleeren Zustandes nicht die gewöhnliche Gestalt besitzen, sondern mehr zusammengefallen sind und daher cylindrisch erscheinen. Der Sekretionsvorgang bei Cephalophoren scheint dann ähnlich wie bei den Ostreaceen in den Becherzellen zu verlaufen, nur daß, wie man aus dem Stillschweigen Haller's über diesen Punkt schließen muß, ein Tropfenzerfall des Sekretes nicht statthat.

Welches ist nun der Zweck des von den Drüsenfäden der Raduliden gelieferten Sekretes?

Das Nest, welches eine Lima baut, besteht aus den verschiedensten anorganischen Partikeln oder Resten organischer Gebilde, welche durch zarteste Fäden, die sehr dicht gewebt sind (wenn man letzteren Ausdruck hier anwenden darf), zusammengehalten werden. Daß zu dem Neste das Sekret der Drüsen-

zellen der sekretorischen Fäden mitverwendet wird, davon habe ich mich an den zahlreichen Exemplaren, welche ich in den mir überwiesenen Aquarien in der zoologischen Station zu Neapel beobachten konnte, auf das deutlichste überzeugt. Den Mechanismus der Nestbildung konnte ich allerdings nicht erkennen.

Aber das dürfte wohl nicht der einzige Zweck sein. Das Sekret ist in solch überreichlicher Menge vorhanden, wird fortwährend auch in den Fäden im Neste sitzender Tiere produziert, daß es entschieden noch eine andere Bestimmung hat. Man findet den Drüsenfäden selten oder gar nicht anorganische Substanzen anhaften, etwas häufiger trifft man niederste Organismen, namentlich Infusorien an ihnen. Eine Weiterbeförderung der letzteren nach dem Munde behufs Verspeisung erscheint nicht wahrscheinlich; der Weg dahin ist oft sehr weit und die Mittel zum Transport, Wimperzellen, fehlen vollständig. Als Nahrungsfänger können daher die Drüsenfäden schwerlich betrachtet werden. Ich vermute, daß dieselben eine ähnliche Funktion haben, wie die Schleimdrüsen der Ostreiden, daß sie also als ein Schutzapparat, als eine Art Waffe zu betrachten sind. In den die Fädenreihen passierenden Wassermassen schwimmen zahlreiche Organismen, deren Berührung mit den Fäden durch die spärlich in denselben vorhandenen Sinneszellen zur lokalisierten Perzeption gelangt. Durch den sofort ausgepreßten Schleim werden dieselben unschädlich gemacht und dann durch den weiterrückenden Wasserstrom fortgetrieben.

So erkläre ich mir die Bedeutung der Drüsenfäden, gebe aber zu, daß es immerhin zweifelhaft bleibt, ob diese Erklärung völlig zutrifft und vor allem, ob sie erschöpfend ist.

Es erübrigt noch die Beschreibung der Muskulatur, der Bindesubstanz und der Innervierung, soweit diese Punkte nicht bereits in der vorhergehenden Schilderung ihre Erledigung gefunden haben.

Die Muskulatur des Mantels und der Mantelklappe, die der Fäden ist bereits besprochen, stellt ein ungemein verschiedenartig geformtes Netzwerk sich kreuzender Quer-, Längs- und ringförmig verlaufender Bündel dar. Namentlich ist dies im Mantel ausgesprochen, wo es schlechterdings unmöglich ist, eine dieser Gruppen als die besonders vorherrschende zu erkennen, etwa wie bei den Ostreiden und Anomiiden. In der Mantelklappe, deren dem Mantelraum zugekehrte Fläche flimmerndes Cylinderepithel trägt, überwiegen in der Mitte die auf Längsschnitten quergetroffenen Bündel, also diejenigen Muskeln, welche ringförmig durch die ganze Klappe ziehen. An den Seiten sind Längsmuskeln vor-

handen, und zwar sind dieselben an der Innenseite schmäler als an der Außenseite, d. h. der freien Seite der Klappe. Durch schmale Bindegewebszüge sind die Muskeln in der Mantelklappe in oblonge Kästchen geteilt, deren Längsdurchmesser quer zur Längsaxe der Klappe steht. Die einzelnen Muskeln bestehen aus zahlreichen zu Bündeln vereinten Fibrillen und besitzen in wechselnden Abständen kreisrunde, relativ große Kerne.

Die Bindesubstanz bildet, wie oben bei Besprechung des Pigmentes schon erwähnt wurde, Maschen, die ungleich groß sind und durch verschiedenartigste Kreuzung ungleich starker Fibrillen oder Fibrillenbündel entstehen. Im Verlaufe dieser Fibrillen finden sich zahlreiche Kerne, die teils spindelförmig und klein sind, teils kreisrunde Gestalt haben und dann den Muskelkernen an Größe gleich kommen. FLEMMING'sche Schleimzellen, wie ich sie bei Anomia und Ostrea gefunden, kommen, es sei dies hier noch einmal bemerkt, in den Maschen des Bindegewebes der Raduliden nicht vor.

Der Ringnerv des Mantels ist ein drehrunder Strang von 0,17 mm Durchmesser. Zieht man von der zwischen einem Faden der innersten Reihe und der Mantelklappe existierenden Bucht eine gerade, die Längsaxe senkrecht schneidende Linie zur äußeren Fläche, so trifft man von der Umbiegungsstelle des Mantels 1,15 mm entfernt den Nerven. Derselbe besitzt auch hier, wie bei Anomia und Ostrea, eine aus ausschließlich multipolaren Zellen bestehende gangliöse Rinde und einen Nervenfaserkern, der einige wenige Ganglienzellen enthält und eine leicht netzartige Durchflechtung seiner Fasern erkennen läßt. Er liegt in einer bindegewebigen Hülle, die sich auf die von ihm zu den Mantelrandfäden abgehenden Äste fortsetzt. Letztere verlaufen in jenen axial, zwischen den Bündeln des großen retractor fili, wie man dies namentlich an Osmiummazerationen erkennen kann. Sie bestehen aus einfachen Fibrillenbündeln ohne interpolierte Zellen; die einzelnen Fibrlllen gehen zu den Muskeln und Pinselzellen, in welch letzteren sie in der bekannten und beschriebenen Weise enden. Ob auch Nerven zu den Drüsenzellen gehen, und wenn dies der Fall, wie sie da enden, habe ich nie, auch nicht nach Anwendung der Goldmethode, die hier ebenfalls, wie bei den beiden anderen Familien, mir stets ganz ungenügende Präparate geliefert, sehen können; eine Abhängigkeit des sekretorischen Vorganges von Nervenerregung ist allerdings a priori anzunehmen.

Was endlich den steten Begleiter des Ringnerven, das Ring-

gefäß anlangt, so erscheint dasselbe hier als ein Blutsinus von 0,57 mm Länge und 0,013 mm Breite; es ist vom freien Mantelrande 0,5 mm entfernt. Es gleicht also einem Spalte, dessen Breitendurchmesser vom Schalenrande zur Mantelrandfläche geht, dessen Höhendurchmesser im Breitendurchmesser des Mantels liegt. Von ihm ab gehen die einzelnen Gefäße zu den Fäden, die sich dort in die schon erwähnten lakunären Bluträume fortsetzen.

Pectiniden und Spondyliden. (Fig. 25–36.)

Von letzterer Familie habe ich nur Spondylus gaederopus L. untersucht und zwar ausschießlich konservierte Exemplare, die ich der Liebenswürdigkeit des Direktors des Berliner Aquarium, des Herrn Dr. O. Hermes, verdanke. Von den Pectiniden standen mir folgende Arten frisch und konserviert zur Verfügung: Pecten flexuosus Poli, P. glaber L. (konserviert aus Triest), P. hyalinus Poli, P. Jacobaeus L., P. opercularis L., P. pusio L. und P. varius L.

Der Mantelrand besitzt bei diesen Familien eine außerordentliche Menge von Tentakeln, die in mehreren Reihen, welche an Zahl bei den verschiedenen Spezies verschieden sind, angeordnet, den Mantelrand gleichmäßig besetzen bis zu der Stelle, wo die Schale in scharfer Kante einwärts biegt. Von hier ab sind sie wenig oder gar nicht entwickelt (es scheinen hier individuelle Differenzen vorzuliegen), und erst mehr den sogenannten Ohren der Schale zu, wo eine Mantelklappe nicht vorhanden ist, treten sie wieder auf, nun aber sehr wenig zahlreich und von geringer Länge. Die Tentakel der Mitte des Mantelrandes sind von sehr verschiedener Länge untereinander; es findet sich aber auch hier die für die bisher betrachteten Familien der Ostreaceen giltige Weise der Gruppierung vor, daß die innersten, d. h. diejenigen, welche dicht an der Umbiegungsstelle der Mantelklappe liegen, die längsten, die äußersten, der Schalenfläche angrenzenden, die kürzesten sind. Letztere sind zahlreicher, aber von geringerem Durchmesser als die, welche die nächst innere Reihe bilden, und mit dem nach innen zunehmenden Umfange vermindert sich pari passu die Zahl. Die allerinnersten sind demnach auch die seltensten. Zwischen rechter und linker Mantelhälfte findet sich ein Unterschied, indem letztere mehr und größere Tentakel besitzt als jene, jedoch nur so, daß bei gleicher Zahl der Reihen, zu denen die Tentakel gruppiert sind, die einzelnen Reihen rechts weniger Fäden besitzen als links; der feinere Bau ist aber beider-

seits ein übereinstimmender. Die feinen Spitzen der einzelnen Tentakel, namentlich die der zu innerst stehenden, werden bei der Kontraktion leicht eingerollt und zwar stets nach der Seite, welche der Mantelklappe abgewendet ist, also bei normaler Haltung der betreffenden Individuen die der linken Hälfte nach oben, die der rechten nach unten. Die beiden Mantelklappen berühren einander in der Ruhelage des Tieres vollständig oder lassen doch nur einen ganz geringen Spalt zum Eintritte des Wassers zwischen sich frei. Ihr scharfer Rand trägt kurze, kegelförmige Tentakel in kleiner Zahl, die bei Pecten flexuosus, opercularis und pusio in mehreren Reihen angeordnet sind, bei den übrigen Spezies der Pectiniden und bei Spondylus nur eine Reihe bilden. Die Richtung, welche die Fäden haben, ist nun die, daß der gesamte Wasserstrom mit einer Tentakelreihe in Berührung kommen muß, ehe er in die Mantelhöhle eintreten kann.

Die Mantelrandtentakel und die Mantelklappe enthalten an indifferente Epithelzellen gebundenes Pigment. Dasselbe ist bei Spondylus so intensiv entwickelt, namentlich in der Mantelklappe, daß es die Erkennung des feineren Baues außerordentlich erschwert. Bei den Pectiniden hat es alle Nüancen vom schwarzbraun bis zu einem goldigen Gelb, und zwar sind diese Farbentöne bei jedem einzelnen Individuum vorhanden; ob hierin eine bestimmte Anordnung vorherrscht, habe ich nicht ermitteln können. Die Mantelklappe bei P. Jacobaeus zeigt ein braungelbes Pigment, das in feinen Strichen angeordnet ist und eine überaus zierliche Zeichnung dieses Teiles bedingt. Die Tentakel derselben Spezies sind ebenfalls pigmentiert, doch in einer ganz eigentümlichen Weise. Das Pigment nämlich bildet zarte dreieckige Streifen, die von halber Tentakelbreite sind, am zweiten proximalen Viertel breit beginnen und bis in die Spitze hineinreichen. Sie finden sich hier nur in der Mitte der oberen, resp. unteren, d. h. der dem Mantelraum zu- bezw. abgewendeten Fläche, fehlen aber in den Seitenflächen der Tentakel vollständig; sie sind am selben Tentakel von verschiedener Farbe, braun bis gelb; die Intensität der letzteren wechselt aber bei jedem einzelnen Tentakel und bald ist die in normaler Lage obere Fläche dunkler, bald die untere.

Mit Ausnahme der beiden äußersten Reihen haben die Fühler der untersuchten Arten einen völlig übereinstimmenden epithelialen Belag, über welchen ich folgendes auszusagen habe.

An einem vom lebenden Tier, z. B. von P. Jacobaeus, ab-

geschnittenen Tentakel — man wählt am besten, der Deutlichkeit wegen, die langen innersten, — den man unzerzupft in Seewasser beobachtet, sieht man zwischen den sehr schnell schlagenden Cilien einzelne Gebilde hervorragen, die wie kleine Wärzchen erscheinen, in deren Mitte ein relativ dicker, dunkler Strang liegt, der in die umgebende Flüssigkeit oft weit hineinragt (Fig. 25). Im Aufblick erscheinen sie als kleine Kreise mit einem dunklen, zentral gelegenen Punkte. Diese Gebilde sind im Fußteile der Tentakel nur selten, hier herrschen die gewöhnlichen Wimperzellen vor. Mehr nach der Spitze zu aber werden sie immer zahlreicher und in dieser selber oder richtiger, im distalen Viertel des Fühlers sind sie allein vorhanden, während die Wimperzellen vollständig geschwunden sind (Fig. 25). Der in jedem dieser Gebilde verlaufende axiale Strang, der bei der geringen Vergrößerung, welche bei dieser Betrachtung allein anwendbar ist, stets als ein einheitliches Gebilde erscheint, hat gar keine Eigenbewegungen und wird auch durch das Spiel der Wimpern im Fußteile des Tentakels, welche er überragt, nur sehr selten aus seiner Ruhelage herausgebracht. Dagegen habe ich hier eine Erscheinung beobachtet, welche mir sehr auffällig erschien, und für die bei den bisher beschriebenen Familien etwas ähnliches sich nicht findet. Der abgeschnittene Tentakel macht in der Beobachtungsflüssigkeit infolge der durch den Schnitt bewirkten mechanischen und durch das ins Gewebe eindringende Seewasser verursachten chemischen Reizung außerordentlich lebhafte, fast krampfhafte Zuckungen. Bei solchen Kontraktionen, bei denen die fraglichen Gebilde einander genähert werden, sieht man nun, wie der axiale Strang mehr in das Innere derselben hineingezogen wird, und wie er nach Ausdehnung des Tentakels sich wieder vorstreckt, dabei, soweit dies erkennbar, keine Alteration in seinem Habitus erfahrend.

Zerzupft man einen Teil eines Tentakels frisch in Seewasser, so erhält man Bruchstücke der fraglichen Gebilde, die als abgestumpfte Kegel erscheinen (Fig. 26 *a*). Der freie Rand derselben wird von einem Saume gebildet, der aus zwei Reihen dunkler Knöpfchen besteht, die in geringer Distanz voneinander parallel sich angeordnet finden. Die entsprechenden Knöpfchen der oberen und unteren Reihe sind durch überaus zarte parallele Fäden verbunden. In der äußeren Reihe wurzelt eine wechselnde Zahl feiner, leicht konvergierender Borstenhaare von mäßigem Glanze (Fig. 26 *a*).

Die weitere Zusammensetzung dieser Gebilde, welche die Ana-

loga der FLEMMING'schen Pinselzellen sind, erkennt man an geeigneten Mazerationen, zu denen ich 0,1 % Osmiumsäure bei 6- bis 24stündiger und 5 % Kalibichromicumlösung bei 4—5 wöchentlicher Einwirkung als am besten geeignet empfehlen kann, obgleich sich, wie immer bei marinen Acephalen, ein sicherer Erfolg nicht verbürgen läßt.

Zunächst, und zwar an Präparaten, welche eine vollkommene Isolation noch nicht gestatten, erscheinen unsere Gebilde von pokalähnlicher Gestalt (Fig. 26 *b*). An ihrer freien Fläche besitzen sie eine mehr oder weniger tiefe Delle, in der, nach innen von dem scharfen und etwas harten äußeren Kontur, die Borstenhaare mit einfacher Knöpfchenreihe entspringen (Fig. 26 *b*). Dieselben lassen sich hie und da in die Substanz des Pokales eine Strecke weit hinein verfolgen (Fig. 26 *b*, sichtbar bei dem mittleren der Gebilde), um dann fein zugespitzt aufzuhören. Der scharfe Kontur, den man zunächst sieht, ist eine das ganze Gebilde umhüllende Membran; der Inhalt des Pokales hat sich von derselben ein wenig zurückgezogen und ist durch eine zarte Linie begrenzt (Fig. 26 *b*). Bei weiter vorgeschrittenen Mazerationen zeigt sich nun, daß diese pokalähnlichen Gebilde aus drei Zellen bestehen, die von einer gemeinsamen Membran umhüllt sind (Fig. 26 *d, e*), und von denen die eine eine Sinneszelle ist, ganz nach dem Typus gebaut wie die FLEMMING'schen Pinselzellen überhaupt, während die anderen beiden indifferent sind. Jene liegt im Zentrum des von der Membran umschlossenen Raumes (Fig. 26 *d*, *e*, *pi*), diese zu beiden Seiten und dienen jener als Stütze (Fig. 26 *d* und *e*, *stez*). Was nun den Bau der ersteren, der S i n n e s z e l l e, anlangt, so kann man auch hier, wie an den Pinselzellen der anderen Ostreaceen-Familien, die drei Bestandteile wiedererkennen (Fig. 26 *d* und *e*, *pi*): nämlich das Borsten tragende Köpfchen, den Hals und die kernhaltige Zwiebel mit der Nervenendfibrille. Das Köpfchen ist klein, niemals deutlich abgesetzt, von hyaliner Beschaffenheit, liegt entweder nach innen von der Membran und dann hat es einen breiten, hyalinen und leicht glänzenden Saum. In diesem Falle sieht man die in ihm entspringenden Borsten die Membran durchsetzen (Fig. 26 *d, pi*). Oder es hat die Membran (Fig. 26 *e*, *m*) leicht knopfförmig vorgetrieben, dann erscheint es elliptisch begrenzt und die Borsten, die ich in solchen Präparaten nie in das Innere hinein verfolgen konnte, entspringen von der Fläche dieser Ellipse (Fig. 26 *e*, *pi*). Der Hals ist lang und schmal, er reicht bis ans subepitheliale Gewebe, ist von hyaliner Beschaffenheit und

erscheint an guten Präparaten stets homogen (Fig. 26 *d* und *e*, *pi*). Im subepithelialen Gewebe liegt die zwiebelförmige Anschwellung. Dieselbe ist sehr groß, enthält einen leicht granulierten Kern von eiförmiger Gestalt, der ein deutliches, punktförmiges Kernkörperchen besitzt (Fig. 26 *e*). Proximalwärts geht die Zwiebel in die Nervenendfibrille über, welche ich nur in der in Fig. 26 *e* wiedergegebenen Art und Weise an die Pinselzelle habe herantreten sehen. Daß diese Fibrille wirklich nervöser Natur ist, geht aus Goldpräparaten hervor. Übrigens sind die Nerven die einzigen Bestandteile der Tentakel, welche Varikositäten besitzen und aus der Anwesenheit der letzteren schon allein kann man ihren physiologischen Charakter erkennen und sie von Bindegewebsfibrillen unterscheiden.

Die Stützzellen (Fig. 26 *d* und *e*, *stz*) sind dadurch ausgezeichnet, daß sie, im Gegensatze zu dem hyalinen Aussehen der Pinselzellen, eine dichte Granulierung zeigen, die in Osmiumsäure einen leicht bräunlichen Farbenton erhält. Es sind das keulenförmige, indifferente, cilienlose Zellen, deren Endigung im subepithelialen Gewebe ähnlich der Endigung der gewöhnlichen indifferenten Zellen ist, nur daß ihre wurzelförmige Ausfaserung eine sehr schwache Ausprägung besitzt (Fig. 26 *d* und *e*, *stz*). Der oblonge, in Osmium heller als das Plasma erscheinende Kern, der stets ein punktförmiges, zentral gelegenes Kernkörperchen enthält, hat eine unbestimmte Lage; in einigen Stützzellen findet er sich zentral, in anderen basal. Die Stützzellen haben zuweilen ein spärliches, orangefarbenes Pigment, das niemals auf die Pinselzelle übergeht.

In einzelnen Präparaten, die durch verschiedene Methoden erhalten wurden, habe ich über den drei Zellen dieses Sinnesorganes, denn als solches muß das uns jetzt beschäftigende Gebilde betrachtet werden, in der Membran eine eigentümliche Zeichnung wahrgenommen (Fig. 26 *c* und *f*, *end*). Dieselbe bestand aus zarten Linien, welche bald mehr longitudinal, bald mehr transversal verliefen, sich untereinander kreuzten und so eine vieleckige Felderung der Membran bedingten, die lebhaft an die Zeichnungen erinnerte, welche mit Silberlösung imprägnierte Endothelien darbieten (Fig. 26 *b*, *c* und namentlich *f*). Eine gleiche Zeichnung giebt Boll (1) in Fig. 21 von Haliotis tuberculata, wo die Felderung sehr deutlich ist, und Flemming (17) nach Versilberung von den Fühlern von Trochus cinerarius (l. c. Fig. 3, Taf. VIII), nur daß an letzterem Objekte die endothelialen Elemente be-

deutend größer sind als hier. In einzelnen dieser Felder sieht man, namentlich nach Färbung mit Karminlösung, sehr kleine, blasse, runde Kerne liegen (in Fig. 26 *f*, *end* gehören die gezeichneten Kerne ausschließlich diesen Feldern an), die eine weitere Struktur nicht zu haben scheinen. Sie waren hauptsächlich in der proximalen Hälfte des Organes, nur sehr selten in der distalen vorhanden. An Schnitten durch gehärtetes Material ist die Felderung nicht erhalten, dagegen haben sich die Kerne, und zwar die am meisten basal gelegenen, mit dem gerade angewandten Farbstoff tingiert, und es entsteht so der Eindruck, als ob die Sinnesorgane mehr als drei Kerne hätten (Fig. 33), ein Eindruck, der, wie wir gesehen haben, dem Thatbestand nicht entspricht. Aus dieser Felderung der Membran aber kann man, glaube ich, den Schluß ziehen, daß die das Sinnesorgan umhüllende Membran (Fig. 26 *e*, *m*) aus einer Anzahl von Zellen besteht, die vielleicht endothelialer Natur sind.

Die indifferenten Zellen der Pectiniden (Fig. 26 *d*, *i*) sind teils pigmentierte, teils pigmentfreie, keulenförmig gestaltete Wimperzellen. Die breite Seite der Keule ist die freie, der schmale Stiel haftet im subepithelialen Gewebe mit nur wenig ausgebildeter wurzelförmiger Ausfaserung. Die Cilien sind lang und weich und sitzen auf dem freien Rande mittelst einer doppelten Reihe von Knöpfchen auf. Der Zellleib ist fast homogen bei den pigmentlosen; der körnige Farbstoff der pigmentierten liegt im breiten Teile (ausgenommen sind hier die Pigmentepithelien des Augententakels) und ist bei den verschiedenen Spezies in verschiedener Mächtigkeit entwickelt. Der Kern findet sich im stets farblosen, basalen Abschnitte an der Grenze zwischen proximaler breiter und distaler schmaler Hälfte; er ist klein, kreisrund oder eiförmig und enthält zentral ein punktförmiges Kernkörperchen. Die Wimperzellen der am freien Rande der Mantelklappe stehenden Tentakel sind um 1—2 μ länger, als die der übrigen. Die wurzelförmige Ausfaserung des proximalen Endes ist in nur geringem Grade entwickelt.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung des Baues des Mantelrandes bei den einzelnen Arten.

P. Jacobaeus. In der Mitte des Mantelrandes stehen rechts wie links fünf Reihen von Tentakeln; dieselben sind links dichter als rechts. An der Rücken- wie an der Bauchseite der Tiere ist die Reihenzahl geringer, und zwar sind an ersterer nur vier, an letzterer nur drei Reihen vorhanden. Die Tentakel der

einzelnen Reihen sind einfache, ungleich lange und ungleich zahlreiche kegelförmige Gebilde; nur die der vierten, also vorletzten Reihe sind verzweigt. Ein jeder von ihnen besteht aus zwei handschuhfingerförmigen, kleinen Fäden, die auf einem gemeinsamen Stiele aufsitzen. Der Mantelrand, auf dem die Tentakelreihen stehen, ist im konservierten Präparate durch seichte Einschnürungen außen wie innen vom eigentlichen Mantel geschieden und erhält dadurch ein mauerzinnenartiges Aussehen. Auf Längsschnitten gewinnt man daher den Eindruck, als ob sämtliche Tentakel von einem gemeinsamen Stiele entsprängen. Von Interesse ist das Verhalten des zweiten Tentakels zum Auge. Ist jener auf dem Schnitte im Schwinden, so tritt etwa 0,15 mm unterhalb von ihm, d. h. näher der Mantelklappe zu, zuerst eine knopfförmige Anschwellung auf, die, je kleiner jener wird, an Größe und Breite zunimmt und sich nach der freien Seite zu verlängert. Ist der zweite Tentakel gänzlich geschwunden, so ist an seine Stelle ein cylindrischer Strang getreten, der auf seinem freien Ende das Auge trägt. Schwindet auf Schnitten das Auge, so tritt oberhalb, also mehr nach außen und dem Schalenrande zu, in ähnlicher Weise zunächst als knopfförmige Erhebung der zweite Tentakel wieder auf, der sich in voller Länge zeigt, wenn der Augententakel nicht mehr vorhanden ist. Da also, wo ein Auge im Mantelrande steht, ist nur dieses und die drei äußeren Tentakel vorhanden, da der erste ebenfalls niemals an derselben Stelle, also nie gleichzeitig mit diesem Organ vorkommt. Und sind alle fünf Tentakel vorhanden, so fehlt das Auge. An der Rückenseite, wo nur vier Reihen stehen, da hier die seltenen, sehr langen ersten Tentakel der Mitte gänzlich fehlen, findet das Alternieren zwischen Augententakel und ebenfalls zweitem statt, also dem dem dritten der Mitte entsprechenden; und an der Bauchseite, bei nur drei Reihen, wechseln Auge und der Tentakel ab, der dem vierten der Mittelreihe entspricht.

Dieses alternierende Vorkommen von Tentakeln der beiden innersten Reihen und Augententakel findet sich in ganz gleicher Weise bei allen übrigen Spezies der Pectiniden und bei Spondylus, so daß ich später auf dieses Verhältnis nach dem hier Auseinandergesetzten nicht mehr eingehen werde.

Zwischen den Tentakeln der beiden äußersten Reihen sieht man auf Schnitten eine kolbige Erhebung (Fig. 30), die, abgerundet und auf kurzem Halse aufsitzend, sich anscheinend in der ganzen Zirkumferenz des Mantelrandes auf rechter wie auf

linker Seite zeigt und so eine wulstige Erhebung der Oberfläche des Randes darstellt. Nach innen von ihr, von der äußeren Fläche des Fußteiles des vierten Tentakels ausgehend, findet sich die junge Epikutikula, die bei den Ostreaceen überhaupt sehr schwach entwickelt ist und stellenweise ganz fehlen kann; so habe ich sie, ich will das hier nachtragen, bei Anomia und Lima gar nicht getroffen, bei Ostrea nur selten und dann nie da, wo sie Sharp (13) gezeichnet, und ebenfalls selten bei den Pectiniden. Findet sie sich, so zeigt sie ein sehr zartes Aussehen, und erinnert vielfach an das von Ehrenbaum (12) beschriebene Verhalten.

Patten (32) teilt, wie das in der historischen Übersicht schon angegeben ist, den Mantelrand in drei Regionen ein, die er als „shell fold", „ophthalmic fold" und „velar fold" bezeichnet. Ganz abgesehen davon, daß diese Einteilung für diejenigen Muscheln, die keine Augen besitzen und auch keine Mantelklappe haben, nicht durchführbar ist, scheint sie mir auch für die Ostreaceen nicht richtig zu sein. Es wird dadurch eine künstliche, durch nichts begründete Trennung geschaffen zwischen Regionen, die histiologisch und physiologisch gleichwertig sind, wie sein „velar fold" und die innere Fläche des „shell fold". Patten hat dann ferner die zwischen den beiden äußersten Tentakelreihen sich findende wulstige Erhebung, deren feineren Bau wir nachher kennen lernen werden, vollständig mißverstanden, wenn er von ihr die Epikutikula sezerniert werden läßt (cfr. seine Figuren 2, 3 und besonders 10 *cu*). Letztere entsteht stets von der äußeren Fläche der Tentakel der vorletzten Reihe, niemals aber von der wulstigen Erhebung. Seine Bemerkung „only the ophthalmic fold is ciliated, the remaining portions are, however, studied with sense hair papillae" ist mir unverständlich. Meint er, daß im „ophthalmic fold" keine Sinneszellen vorkommen, oder daß in den anderen Regionen sich keine Cilienzellen finden? Indessen ob das eine oder das andere mit dem Satze gesagt sein soll, ist gleichgiltig, da er so wie so falsch ist; denn die Tentakeln im „ophthalmic fold" enthalten Sinneszellen so gut, wie die anderen Partieen Wimperzellen.

Den feineren Bau der einzelnen Tentakel anlangend, so ist darüber folgendes auszusagen:

Die Tentakel I, II und III sind miteinander in völliger Übereinstimmung, ebenso die Tentakel, welche am freien Rande der Mantelklappe sich finden. Das Epithel des Mantelrandes, aus kubischen Zellen bestehend, geht ununterbrochen in das des Fußes

eines jeden Tentakels über, hier cylindrische Gestalt annehmend. In welcher Weise die Verteilung dieser indifferenten Zellen zwischen den Sinnesorganen statthat, läßt sich leider nur noch undeutlich und an sehr wenigen Stellen erkennen, da die durch die Konservierung verursachte, wenn auch nur geringe Schrumpfung in fast allen meinen Präparaten von dieser Spezies ein fast völlig gleichmäßiges Aussehen der einzelnen Epithelzellen bewirkt hatte, und zwar gerade und nur an diesen Tentakeln, während an IV und V und an der wulstförmigen Erhebung eine Unterscheidung differenter und indifferenter Epithelzellen auch am Schnitte sich wohl durchführen läßt. Man findet daher in der weitaus größten Mehrzahl der Präparate, sowohl an Längs- wie an Querschnitten (Fig. 27) in allen Regionen der Tentakel nur gleich hohe Cylinderzellen mit basal gelegenem, kreisrundem oder ovalem Kerne. An der Ober- und Unterseite, und zwar genau in der Mittellinie, sind die Zellen, wie das weiter oben schon erwähnt wurde, pigmentiert; das Pigment war in dem zur Abbildung gewählten Präparate (Fig. 27 *pig*) oben goldgelb, unten dunkelbraun, ließ aber an beiden Stellen den Kern erkennen, an der ersteren deutlicher als an der letzteren.

Tentakel IV besteht, wie bereits gesagt, aus zwei auf gemeinsamem Stiele aufsitzenden, handschuhfingerförmigen Teilen, welche gegen die freie Seite zu divergieren und von denen der innere beträchtlich, fast um das doppelte länger ist, als der äußere. Die äußere Seite des äußeren Teiles geht kontinuierlich in die äußere, die innere des inneren Teiles in die innere des gemeinsamen Stieles über. Die Breite des letzteren beträgt 88 μ, die ganze innere Seite hat ungefähr eine Länge von 0,4 mm, die äußere eine solche von 0,7 mm; letztere reicht also bedeutend tiefer hinab, als erstere. Beide Teile des Tentakels haben einen übereinstimmenden Epithelbelag, und zwar ist die äußere Seite rein indifferent (Fig. 28 *e*), während die innere Zellen trägt, die, namentlich wenn man sie mit den Zellen der entsprechenden Tentakel der anderen Spezies vergleicht, als Sinneszellen zu betrachten sind, die nicht taktile Funktion haben (Fig. 28 *i*). Die Epithelzellen der äußeren Seite, die vielfach zerstreut Pigment enthalten (Fig. 28 *pig*), sind cylindrische Gebilde von 9 μ Höhe. Sie haben einen kreisrunden 1,8—3,0 μ breiten, meist zentral, zuweilen basal gelegenen Kern und besitzen, abgesehen vom Pigment, hellen Inhalt (Fig. 28 *e*). Die Epithelzellen der inneren Seite sind in meinen Präparaten stets pigmentfrei (Fig. 28 *i*), haben 23,4 μ Höhe und

einen stets basal gelegenen ovalen oder stäbchenförmigen Kern von 3,6—5,4 μ Längsdurchmesser. Sie haben ein dunkles und sich intensiver tingierendes Plasma als jene. Auf dem freien Rande der Außenseite sitzen häufig noch gut erhaltene Cilien, auf dem freien Rande der Innenseite sieht man in den weitaus meisten Fällen nur einen körnigen Brei und nur selten ganz kurze, starre Borsten.

Der V., äußerste Tentakel, der niemals Pigment enthält, hat lanzenspitzenartige Gestalt (Fig. 29). Er besitzt im kontrahiertesten Zustande, also im konservierten Präparate, eine ungefähre Länge von 0,7 mm, sein innerer Ursprung vom Mantelrande steht etwa um 70 μ höher als der äußere, welch letzterer sich durch eine leichte Einsenkung, welche in Fig. 29 nicht mehr mitgezeichnet wurde, vom eigentlichen Mantel abhebt. Auch hier zeigen innere und äußere Epithelbekleidung eine deutliche Differenz. An der äußeren Fläche (Fig. 29 *b*), ungefähr bis zu einer Stelle, welche mit dem inneren Ursprung des Tentakels correspondiert (Fig. 29*), besteht das Epithel aus 18 μ langen, sehr schmalen und dicht aneinander gedrängt liegenden Zellen, welche einen basal gelegenen stäbchenförmigen Kern von 7,2 μ Länge besitzen, der den ganzen Zellleib ausfüllt. Weiter abwärts von jener Stelle, dem Mantelrande zu, verliert das Epithel zunächst an Höhe, 12,6 μ, wird breiter, und während es bisher sich ziemlich intensiv färbte, nimmt es von da ab den Farbstoff kaum noch an. Gleichzeitig wird der Kern kleiner, rückt mehr zentral und bekommt runde Gestalt. Allmählig geht dieses Epithel in das gewöhnliche des Mantels über. Das Epithel der Innenseite (Fig. 29 *i*) besteht bis fast zum Uebergange in den Mantelrand aus Zellen von etwa 20 μ Höhe. Es sind die einzelnen Zellen hier nicht so schmal und sie erscheinen daher nicht so dicht gedrängt wie außen, sondern sind breiter, und hie und da, zwar nicht so deutlich und nicht so konstant wie bei anderen Spezies, immerhin aber besser als am Tentakel I, II und III, kann man bei starker Vergrößerung jene dreiteiligen Sinnesorgane sehen, die durch die Mazerationen erkannt wurden. Die Kerne liegen mehr zentral, als in den Zellen der Außenseite und haben rundliche Gestalt. In dem zur Abbildung gewählten Schnitte (Fig. 29) waren diese letzteren Andeutungen nicht zu sehen, namentlich nicht bei der verwendeten Vergrößerung.

Gleichwie bei Tentakel IV hat also die Innenseite Sinnesfunktion, die Außenseite ist indifferent. Daß man bei IV jene

dreiteiligen Sinnesorgane niemals erkennt, das möchte ich hier noch besonders hervorgehoben haben.

Die wulstige Erhebung (Fig. 30) steht in der Bucht zwischen den Tentakeln der vierten und fünften Reihe. Die Epithelien dieser Bucht sind gewöhnliche indifferente Zellen von fast hyalinem, schwach gefärbtem Plasma, 9 μ Höhe, mit zentral gelegenem kreisrundem Kern (Fig. 30 *in*). Auf dem freien Rande sitzen fast stets gut erhaltene Cilien auf. Die wulstige Erhebung selber hat eine Höhe von 50 μ und ist an der Basis 20 μ, an der freien Fläche 40 μ breit. Ihre äußere Seite wird von den sich an ihr hinaufziehenden indifferenten Zellen des Mantelrandes bedeckt (Fig. 30 *e*). Sie besteht aus einer wechselnden Zahl von eigentümlichen Epithelzellen (Fig. 30 *sz*), welche genau die Höhe der Erhebung, also 50 μ Längsdurchmesser besitzen. Diese Zellen sind zart granuliert und färben sich daher ziemlich intensiv in allen Farbstoffen, so daß sie sich von den indifferenten auf das schärfste unterscheiden (Fig. 30). Sie sind von keulenförmiger Gestalt, der breite Teil der Keule ist das freie Ende der Zelle, das schmale wurzelt in mir unbekannt gebliebener Weise im Bindegewebe. Auf dem freien Saume sieht man in den einen Präparaten einen Körnchenbrei liegen, in den anderen noch wohl erhaltene kurze Borsten. Der große oblonge Kern liegt bei einzelnen dieser Epithelzellen (Fig. 30 *sz*) im breiten Teile, in anderen ist er mehr in den schmalen gerückt; manchmal findet man Schnitte durch die Erhebung, wo die einen Zellen die erstere Lage des Kernes zeigen, die andern die letztere. Dann aber stehen dieselben nicht alternierend, sondern unregelmäßig durcheinander, sodaß ich nicht geneigt bin, dieser differenten Kernlage irgend welche Bedeutung beizulegen. Vielmehr besteht diese wulstförmige Erhebung ausschließlich aus histiologisch wie physiologisch durchweg gleichwertigen Zellen, deren ganzer Habitus darauf hinweist, daß wir es hier mit eigenartigen Sinneszellen zu thun haben. Darauf deutet ferner hin, daß man in Schnitten einen zarten Nervenast nach der Gegend dieser wulstigen Erhebung ziehen sieht, dessen endliches Schicksal in der Nähe der Erhebung, also seine Verbindung mit den Sinneszellen, sich allerdings der Beobachtung entzog. Die Erhebung findet sich, wie schon hervorgehoben, anscheinend ununterbrochen in der ganzen Zirkumferenz des Mantels, rechts wie links, in stets gleicher Ausbildung vor, ist also ein sehr langgestreckter Sinneshügel, stellt eine Art Seitenorgan dar, dadurch ausgezeichnet, daß zwischen den Sinneszellen keine Stütz-

zellen vorhanden sind. Die äußere Seite ist von mehreren übereinander gestellten indifferenten Epithelzellen bedeckt (Fig. 30 *e*), an der inneren ist diese Bedeckung nur schwach entwickelt (Fig. 30 *i*). Wir können aber diesen indifferenten Belag als Stütze, gewissermaßen als „Strebepfeiler" betrachten. Dieses bisher noch nicht bekannte Sinnesorgan will ich als Seitenwulst bezeichnen, um es von anderen Seitenorganen zu unterscheiden.

Über die Epithelien der Mantelklappe und des Mantels habe ich folgendes zu bemerken: Auf der dem Mantelraum abgekehrten Fläche der Mantelklappe sind die Epithelzellen pigmentiert und haben in den verschiedenen Regionen verschiedenes Aussehen. Im oberen Drittel, d. h. also vom Mantelrande ab, sind sie cylindrisch, von 24 μ Höhe; der Kern liegt basal im pigmentfreien Drittel. Die peripheren beiden Drittel der Zelle enthalten ein gelbes, feinkörniges Pigment, das in nur geringer Masse in den einzelnen Zellen vorhanden ist. Im mittleren Drittel der Mantelklappe hat das Epithel eine Höhe von nur 14 μ. Das Pigment ist braun und im distalen Teile der Zellen sehr stark angesammelt. Im letzten Drittel endlich ist das Epithel nur noch 6 μ hoch, die Zellen sind bald sehr intensiv, bald nur wenig pigmentiert. Die Epithelien sind ausschließlich indifferent. Auf der Innenfläche der Klappe, die dem Mantelraume zugekehrt ist, ist das Epithel kubisch; es besitzt in der ganzen Längenausdehnung nur 8 μ Höhe und hat einen zentral gelegenen kreisrunden Kern.

Die Epithelzellen des Mantels zeigen genau dieselben Verhältnisse auf beiden Seiten, wie die Mantelklappe auf der inneren.

Der Ringnerv des Mantels findet sich 0,12 mm von der äußeren, der Schaleninnenfläche anliegenden Seite entfernt. Er ist ein Strang von elliptischem Querschnitt, 0,17 mm längstem, in der Längsaxe des Tieres liegendem Durchmesser und 0,12 mm Breitendurchmesser. Er besitzt, wie bei allen Ostreaceen, eine ausschließlich multipolare Ganglienzellen enthaltende Rinde und einen Kern von Nervenfasern, die auf dem Querschnitt eine leichte, netzförmige Durchflechtung zeigen. Er giebt für jeden Tentakel einen Nerven ab, der zentral im Tentakel verläuft und zu den Muskeln und den Sinnesorganen tritt. Der Nerv, der in den Augententakel tritt, wird später besprochen werden. Der Ringnerv und seine Äste sind von zarter, bindegewebiger Hülle umgeben, die zahlreiche, alternierend angeordnete kleine Kerne von spindelförmiger Gestalt enthält. Es sei noch erwähnt, daß in den Ramifikationen

des Ringnerven und in dem weiteren Verlauf der Fibrillen seiner Äste sich niemals eingeschaltete Ganglienzellen finden.

Eine 20 μ breite Substanzbrücke trennt den Ringnerven von dem nach außen von ihm, also der Schaleninnenfläche zu liegenden Ringgefäß des Mantels, das hier in Gestalt eines auf Längsschnitten mondsichelförmig gebogenen Blutsinus erscheint, dessen konvexe Seite nach außen gerichtet ist. Dieser Sinus hat in verschiedenen Schnitten eine verschiedene Ausdehnung, jenachdem die zahlreich zu ihm tretenden, beziehungsweise von ihm abgehenden Gefäße mitgetroffen sind. Letztere treten in großer Zahl namentlich in die Tentakel der drei innersten Reihen und kommunizieren hier so vielfach miteinander, daß stellenweise ihre Lumina die eigentliche Substanz fast ganz bei Seite gedrängt haben. Daß wir hier wirklich Gefäße und nicht etwa bloß Lücken im Gewebe vor uns haben, zeigt sich klar an ihrem durch seine kleinen Kerne, welche leicht knopfförmig in das Lumen vorspringen (Fig. 29 *bl*) und nie mit Blutkörperchen verwechselt werden können, kenntlichen endothelialen inneren Überzuge.

Die Muskeln im Mantel sind in wenig übersichtlicher Weise durcheinander geflochten; Längsmuskeln scheinen vorzuherrschen. Diese sind in den Tentakeln am massigsten entwickelt, während Quermuskeln, welche als Äste der Längsmuskeln zu betrachten sind, in nur geringer Zahl sich zeigen. Ringmuskeln sind nur ganz spärlich vorhanden. Die Mantelklappe enthält vorwiegend Muskeln, welche durch die ganze Ausdehnung derselben, parallel zum Schalenrande ziehen, und daher auf Längsschnitten quergetroffen sind. Durch schmale Bindegewebszüge sind dieselben in polyedrische Gruppen geteilt, deren Anordnung ganz an die erinnert, die in der Mantelklappe der Raduliden sich zeigt.

Die Bindesubstanz ist von gleichem Bau, wie bei Lima, bildet also ein ungleichmaschiges Netzwerk sich kreuzender, verschieden starker Fibrillen, resp. Fibrillenbündel, in deren Verlauf kleine spindelförmige oder kreisrunde Kerne eingeschaltet sind. Flemming'sche Zellen kommen hier nicht vor.

P. glaber. Auf dem Mantelrande dieser Spezies stehen 6 Reihen von Tentakeln, von denen die inneren fünf pigmentierte Epithelien besitzen, während die äußersten Tentakel kein Pigment führen. Diese Differenz ist übrigens konstant für alle von mir untersuchten Pectiniden. Tentakel IV und V stehen auf kurzem, gemeinsamem Stiele auf. VI ist schmal und lang, peitschenschnurförmig. V zeigt eine Dreiteilung; die Teile divergieren nach der

freien Seite zu. Der innerste Teil von V ist am meisten pigmentiert, der mittlere ist pigmentlos und am längsten von ihnen, der äußerste hält in Hinsicht auf beide Momente die Mitte ein. Der Bau resp. der epitheliale Belag von IV stimmt mit V überein und beide zeigen, ganz besonders der mittlere von V, dieselben Verhältnisse, wie die Tentakel der IV. Reihe von Pecten Jacobaeus (cfr. Fig. 28). Der äußerste Tentakel gleicht ebenfalls dem äußersten von Pecten Jacobaeus vollkommen (Fig. 29), und ebenso sind der zwischen der fünften und sechsten Reihe sich findende Seitenwulst, die Tentakel I, II, III und die am freien Rande der Mantelklappe sitzenden, sowie letztere selber und der Mantel in jeder Beziehung in Übereinstimmung mit den gleichen Teilen von P. Jacobaeus. Aus diesem Grunde glaube ich auf eine detaillierte Beschreibung verzichten zu können. Hervorheben nur möchte ich, daß ganz besonders bei dieser Spezies der Gefäßreichtum der Tentakel ein sehr großer ist und daß man daher auf Querschnitten mehr Lumen als Substanz trifft (Fig. 31).

P. pusio. Hier hat der Mantelrand 5 Tentakelreihen. Die Tentakel I—IV stehen höher auf dem Rande als der V., indem sich nach außen zu der äußere Rand von IV tief hinabsenkt (Fig. 32). Zwischen IV und V findet sich der Seitenwulst (Fig. 32 *sw*). Tentakel I, II und III und die mehrreihig angeordneten Tentakel der Mantelklappe stimmen in ihrem Bau untereinander und mit den gleichzählenden Tentakeln von Pecten Jacobaeus überein. Auch hier wie bei jener Art ist im Schnitt die Erkennung der den epithelialen Belag bildenden Sinnesorgane schwierig und nur an einzelnen Stellen möglich; meistens vielmehr bieten die Zellen ein gleichmäßig cylindrisches Aussehen dar. Sie sind vielfach in ihrem peripheren Teile mit dunkelbraunem Pigment erfüllt, das bis zum Kern reicht und den proximal davon gelegenen Teil frei läßt. III ist ein äußerst dünner und schmaler Tentakel, an dessen Stelle der Augententakel tritt, bei gleichzeitigem Fehlen von I und II; nach innen vom Auge steht also kein Tentakel, nach außen IV und V.

Der IV. Tentakel (Fig. 32 IV) ist 45 μ breit und an seinem inneren Ursprung gemessen niedrig. Seine Innenfläche ist leicht bauchig gewölbt und geht mit sanfter Rundung in die platte Außenfläche über. Er zeigt die Verhältnisse, welche der gleichzählige Tentakel von P. Jacobaeus darbietet, in erhöhtem Maße. Das Epithel seiner Innenfläche entwickelt sich aus dem kubischen, fast platten Epithel der zwischen ihm und Tentakel III sich findenden

schmalen Bucht (Fig. 32 IV). Während jener nur 5,4 μ Höhendurchmesser besitzt, hat dieses einen solchen von 18 μ, der nach der bauchigen Wölbung hin noch um weniges zunimmt. Die einzelnen Zellen sind hoch cylindrisch und besitzen ein Plasma, das sich namentlich in Eosin - Hämatoxylin intensiver färbt, als das der übrigen Epithelzellen. Ihr Kern ist groß, oval und liegt basal (Fig. 32 IV). Auf ihrer freien Fläche findet man stets einen reichlichen Belag breiig zerfallener Borsten (Fig. 32 *h*). Von der Mitte der Außenseite ab, mantelrandwärts, macht dieses Epithel dem gewöhnlichen, 5,4 μ hohen, indifferenten Platz, das dann weiter abwärts durch so intensiv pigmentierte Zellen ersetzt wird, daß an diesen weder eine Begrenzung noch sonst etwas wahrzunehmen ist (Fig. 32 IV). Deutlich sind an demselben die Wimpern erhalten (Fig. 32 *w*). Es ist das Epithel der Innenseite nicht identisch mit dem Epithel der anderen Tentakel, d. h. es deutet ihr Aussehen nicht darauf hin, daß wir es hier mit den beschriebenen dreiteiligen Sinnesorganen zu thun haben, welche durch die angewandte Fixierungs- und Konservierungsmethode geschrumpft sind. Sondern wir haben hier ein Sinnesepithel, denn ein solches ist es unzweifelhaft, sui generis vor uns, eine Annahme, für die stringentere Beweise die gleichen Tentakel, d. h. die der vorletzten Reihen der noch zu beschreibenden Arten liefern werden. Am untersten Teil der Bucht wird das Epithel plötzlich pigmentfrei und hier sieht man dann deutlich die junge Epikutikula sich erheben, die sehr zart und durchsichtig ist und eine ganz schwache Querstreifung erkennen läßt (Fig. 32 *ec*).

Der Seitenwulst in der Bucht zwischen IV und V (Fig. 32 *sw*) hat einen Bau, der vollständig mit dem von Pecten Jacobaeus beschriebenen übereinstimmt.

Der äußerste V. Tentakel (Fig. 32 V) zeigt dieselben Struktureigentümlichkeiten, wie der äußerste von Pecten Jacobaeus. Also hohes Cylinderepithel an der Außenseite, das sehr schmal ist, sehr dicht gedrängt steht und stäbchenförmige, basal gelegene Kerne besitzt. An der Innenseite weniger hohes Epithel, das aber von breiteren Zellen gebildet wird, die man zuweilen zu den dreiteiligen Sinnesorganen gruppiert sieht, deren Kerne von runder oder ovaler Gestalt und zentral gelegen sind.

Das niedrige indifferente Epithel der Bucht geht ganz allmählich in das hohe differente des Tentakels über, und zwar findet sich letzteres erst von der Mitte der Innenfläche ab (Fig. 32 *x*).

Das hohe Cylinderepithel der Außenseite macht allmählich dem niedrigen der Außenfläche des Mantels Platz.

Ringnerv, Ringgefäß mit kreisrundem Querschnitt, Muskulatur und Bindesubstanz wie bei Pecten Jacobaeus.

P. hyalinus. Leider hatte ich die aus Neapel bezogenen Exemplare in Müller'scher Lösung konservieren lassen, einem Reagens, der bei Mollusken nur für das Nervensystem zu gebrauchen ist, auf Epithelien aber im höchsten Grade mazerierend einwirkt. Ich verzichte daher auf eine detaillierte Darstellung der Untersuchungsergebnisse und will nur der Vollständigkeit halber bemerken, daß diese Spezies 6 Tentakelreihen hat und daß zwischen den beiden äußersten sich ebenfalls ein Seitenwulst befindet. In der Mantelklappe besonders reichlich, mehr verstreut in den übrigen Teilen, kommen eigentümliche Gebilde vor, welche ich nur hier getroffen habe. Dieselben besitzen einen Durchmesser von 12 μ und sind scharf konturiert und kreisrund. Ihr Inhalt ist entweder zart granuliert oder wird durch einen zwerchsackartig gebogenen oder drehrunden Körper gebildet, der sich in Hämatoxylin intensiv blau färbt.

P. flexuosus. 5 Reihen von Tentakeln, von denen I, II und III untereinander übereinstimmen, sich aber von den anderen beiden unterscheiden; IV gleicht dem gleichzähligen Tentakel von Pecten Jacobaeus, V ist wie der äußerste der bisher beschriebenen Arten gebaut. Zwischen IV und V findet sich der Seitenwulst. An den Tentakeln I, II und III und an den mehrreihig angeordneten der Mantelklappe kann man hier, im Gegensatze zu den vorigen Spezies, die dreiteiligen Sinnesorgane sehr gut wieder erkennen und am Schnittbild im wesentlichen das bestätigen, was in größerer Deutlichkeit das Mazerationspräparat lehrt. Am frischen Präparat lehrt die Betrachtung, wie ich hervorgehoben habe, daß in der distalen Hälfte, mindestens im distalen Drittel des Tentakels Wimperzellen vollständig fehlen und nur jene beschriebenen Sinnesorgane vorkommen (Fig. 25). Das zeigt sich in ganz besonders schöner Weise an Querschnitten (Fig. 33), welche aus dieser Gegend einem Tentakel entnommen sind. Hier erhält man ein Bild, das von den bisher von Acephalen bekannten vollständig abweicht. Um den Muskelkern des Fadens, der von starken Längs- und schwachen Quermuskeln (Fig. 33 *lmm*, *qmm*) gebildet wird und in sich, paraxial gelegen, den Nerven enthält (Fig. 33 *n*), liegen strahlenartig abstehend, einen Stern bildend, die Sinnesorgane. Man erkennt in jedem einzelnen von ihnen als Axenfaden

die mit Karmin dunkelrot gefärbte Sinneszelle, deren freier Rand die deutlich erhaltenen, nur leicht zusammengebackenen Borstenhaare trägt (Fig. 33). Die seitlich der Sinneszelle liegenden beiden Stützzellen haben sich nur schwach tingiert, während die Membran hingegen ein tieferes Rot angenommen hat. Jedes Gebilde hat ein flaschenförmiges Aussehen (Fig. 33); der Hals der Flasche ist sehr schmal und sehr lang, der Grund klein und bauchig gewölbt. In letzterem liegen die intensiv gefärbten Kerne, die also hier sich außerhalb der subepithelialen Schicht finden. Zuweilen finden sich mehr als drei Kerne (die betreffenden Gebilde sind in Fig. 33 mit x bezeichnet); dann haben sich die Kerne der die Membran konstituierenden Zellen mitgefärbt, wie dies schon oben als relativ häufiges Accedenz erwähnt wurde.

In ganz besonderer Weise ausgezeichnet ist die Mantelklappe, deren epithelialer Belag eine von allen Pectiniden abweichende Gruppierung besitzt. Die Epithelzellen der inneren Seite der Mantelklappe (Fig. 34 *i*), also der dem Mantelraum zugekehrten Seite, sind dicht mit einem dunkelbraunen, die ganze Zelle erfüllenden Pigment versehen, durch welches die in Karmin tiefrot gefärbten Kerne bald deutlich, bald undeutlich hindurchschimmern. Die Zellen sind 9 μ hoch, ihre Grenzen infolge der Pigmentanhäufung nicht mehr zu erkennen; der Kern liegt basal. Das Epithel der Außenseite hat die gleiche Höhe wie jenes und ist ebenfalls pigmentiert. Nur ist hier das Pigment braungelb und erfüllt die Zelle lange nicht so dicht (Fig. 34 *e*). Genau in der Mitte der Länge der Klappe nun, in einer linearen Ausdehnung von 0,2 mm im konservierten Exemplare, findet sich eine Strecke, die auf dem Schnitte folgendes Bild darbietet. Vom proximalen Teile (Fig. 34 *pr*) distalwärts vorschreitend zeigt sich zunächst das Epithel plötzlich pigmentfrei und bildet einen kleinen hügeligen Vorsprung (Fig. 34 *v*). Derselbe geht dann in einen großen Hügel, den Haupthügel, wie ich ihn nennen will (Fig. 34 *h*) über, welcher sich in ein Thal einsenkt (Fig. 34 *t*), dessen Zellen sehr schwach pigmentiert sind. Von da erhebt sich das Epithel wiederum zu einem Hügel, der allerdings nur ungefähr den dritten Teil so hoch ist, wie der Haupthügel (Fig. 34 *n*), ich will ihn Nebenhügel nennen, und sich mit einer plateauartigen Abdachung (Fig. 34 *a*) in das indifferente gewöhnliche Epithel distalwärts fortsetzt (Fig. 34 *di*). Der Haupthügel hat in seiner Mitte eine Höhe von 96 μ, der Nebenhügel eine solche von 28 μ. Die diese hügeligen Anschwellungen bekleidenden Epithelzellen sind, abgesehen von den

im Thal (Fig. 34 *t*) sich findenden, völlig pigmentfrei. Sie haben ein homogenes Plasma, das sich in Karmin schwach färbt, einen basal gelegenen kreisrunden Kern enthält, und tragen auf ihrer freien Fläche, besonders auf der des Haupthügels (Fig. 33 *h*), die unter dem Bilde eines doppelten Saumes erscheint, reichlichen körnigen Brei zerstörter Borstenhaare. Da, wie Isolationspräparate darthun, hier in großer Menge Sinneszellen vom Typus der FLEMMING'schen Pinselzellen vorkommen, so haben wir es hier also mit Sinnesorganen zu thun, die als Sinneshügel erscheinen und Seitenhügel heißen mögen. Ob dieselben gleichmäßig und in gleicher Ausbildung in der ganzen Zirkumferenz der Klappe sich vorfinden, oder ob sie in großer Zahl dicht nebeneinander stehen, das habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Ich möchte mich der zweiten Annahme zuneigen. Ebenso habe ich, da die Mazerationen in dieser Hinsicht keinen Aufschluß gaben, nicht bestimmen können, in welcher Weise Sinneszellen und indifferente Zellen, welche hier vorkommen, in den Hügeln verteilt sind. Es ließ sich auf Schnitten bei dem völlig gleichen Färbungsvermögen beider Zellformen dies nicht feststellen. Jedenfalls sind es Sinneshügel, und zwar sind, wie die pigmentierte thalartige Einsenkung zeigt, zwei Seitenorgane vorhanden, anolog denjenigen Seitenorganen, die wir bei Fischen (F. E. SCHULZE), Mollusken, und zwar Rhipidoglossen (BÉLA HALLER), und Würmern (EISIG) bereits seit langem kennen.

Ringnerv, Ringgefäß und Vaskularisation der Tentakel, Muskulatur und Bindesubstanz wie bei den übrigen Arten.

P. opercularis. 6 Reihen von Tentakeln, die nach demselben Prinzipe angeordnet sind, wie die der vorher behandelten Spezies, und deren feinerer Bau im wesentlichen dieselben Eigentümlichkeiten darbietet. Es stimmen also Tentakel I, II, III und IV und die in mehreren Reihen stehenden kurzen Tentakel der Mantelklappe in ihrer Zusammensetzung überein. V, also der vorletzte Tentakel, hat wiederum einen besonderen Bau; VI, ebenfalls abweichend von den anderen, ähnelt den äußersten Tentakeln, wie sie bisher beschrieben wurden, und zwischen vorletzter und letzter Reihe findet sich der Seitenwulst, der, wie überall, aus keulenförmigen Sinneszellen, ohne dazwischen liegende indifferente, besteht.

Wie bei P. flexuosus, so zeigen auch hier die Tentakel des Mantelrandes, mit Ausnahme der der beiden äußersten Reihen, in außerordentlich deutlicher Weise auf Schnitten die dreiteiligen

Sinnesorgane. Sie enthalten nur wenig Pigment, und dieses wenige findet sich zerstreut, so daß eine Zeichnung, wie man sie bei P. Jacobaeus findet, gar nicht zu erkennen ist. Die Breite der Sinnesorgane, welche, wenn man schwache Vergrößerungen anwendet, auf Längsschnitten wie kleine und schmale Zotten des Epithels aussehen, von welchen eine jede durch ein einzelnes Sinnesorgan gebildet wird, beträgt 7,2—14,4 μ und die bezügliche Höhe 19,8—27,0 μ. Die höheren von ihnen stehen im distalen Teile der Tentakel und bilden dessen alleinigen epithelialen Überzug, während die niedrigeren etwa von der Mitte proximalwärts sich finden und je mehr man sich dem Ursprung der Tentakel aus dem Mantelrande nähert, um so reichlicher mit indifferenten Zellen vermischt sind. Vielfach findet man im distalen Teile die Sinnesorgane quergeschnitten und man hat dann je nach der Höhe, in der der Schnitt liegt, ein differentes Bild. Oberhalb der Mitte des Organes, an seinem freien Ende, wo der Durchmesser, wie dies aus den Abbildungen (Fig. 26 und 33) hervorgeht, ein geringer ist, sieht man nur einen kleinen, zart konturierten Kreis, in dessen Zentrum ein rundliches, ziemlich intensiv tingiertes Gebilde liegt: das distale Ende der Sinneszelle. Auf tieferen Schnitten, aber immer noch distalwärts der Mitte, zeigt sich die zentrale Sinneszelle von einem schwach tingierten plasmatischen, doppelten Hofe umgeben; es sind zwei leicht mondsichelförmige Gebilde, welche um sie herum liegen. Unterhalb der Mitte, dem proximalen Ende nahe, findet sich im Zentrum des kreisrunden Querschnittes die Sinneszelle, welche in ihrer Mitte einen kleinen Kern hat und seitlich beiderseits von ihr die wiederum mondsichelförmigen indifferenten Stützzellen mit ihren Kernen. Auf diesen Querschnitten erkennt man ferner, mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß das ganze Sinnesorgan von einer zarten Membran umgeben ist, die sich intensiv färbt.

Von besonderem Interesse und, wie ich glaube, hervorragend physiologischer Wichtigkeit ist der Bau der Tentakel der vorletzten Reihe (Fig. 35), welche diejenigen Struktureigenheiten, die die gleichzähligen Tentakel der übrigen Arten nur angedeutet erkennen lassen, in viel weiter entwickeltem Grade besitzen. Jeder Tentakel, abzüglich der Epithelien, hat eine Breite von 14,4 μ; das Epithel seiner beiden Seiten ist ein verschiedenes. Außen sind die Zellen fast kubisch (Fig. 35 *e*), etwa 3,6 μ hoch und breit, haben einen schwachen Saum, der vielfach noch gut erhaltene Wimpern trägt. Der Kern derselben liegt zentral, ist kreisrund

und hat etwa 2,7 μ Durchmesser. Diese Zellen stehen an der ganzen Außenseite bis zur Spitze (Fig. 35 *x*), doch so, daß die Kurvatur der letzteren von dem Epithel der Innenseite eingenommen wird. Dieses letztere (Fig. 35 *c*) besteht aus Zellen, die fast alle von gleicher Höhe sind, etwa 30,6 μ, 6,3 μ Breite haben und einen großen, längs ovalen Kern von 3,6 μ Durchmesser besitzen, in welchem man eine zarte Körnung deutlich sehen kann (Fig. 35 *i*). Diese Zellen sind durchweg Cylinderzellen, sind gleichmäßig schwach granuliert und haben in dem etwa angewandten Farbstoff in ganz gleicher Weise ein zartes Kolorit gewonnen. Ihre gegenseitigen Grenzen sind scharf, ihr freier Rand erscheint in den einen Präparaten doppelt, in den anderen einfach und trägt hie und da Borsten, oder einen körnigen Brei, als Überrest der letzteren. In Mazerationspräparaten dieses Tentakels zeigen diese Zellen basal eine schwache spindelförmige und kernhaltige Anschwellung, welche sich in eine feine, variköse Faser fortsetzt, und tragen auf ihrem freien Ende 2—3 kurze, starre Borsten, welche breiter sind als die der gewöhnlichen Pinselzellen. Sie weichen somit von dem Typus der letzteren ab und dokumentieren sich als Sinneszellen besonderer Art. Dadurch, daß sich bei der Konservierung die Oberfläche vielfach gefaltet hat (Fig. 35 *i*), haben einzelne Zellen nicht ein cylindrisches, sondern mehr keulenförmiges Aussehen. Diese Differenz ist aber rein artefizieller Natur und deutet nicht auf eine verschiedene physiologische Dignität hin. Vielmehr sehe ich mich zu der Annahme genötigt, daß dieselben ein Sinnesorgan zusammensetzen, dem die indifferenten Stützzellen mangeln.

Alle übrigen noch nicht berührten Verhältnisse (Ringnerv, Ringgefäß etc.) stimmen so vollständig mit denen von P. Jacobaeus überein, daß ich auf das dort Gesagte verweisen kann.

P. varius. Der Mantelrand dieser Pectinidenspezies ist reichlicher als der aller übrigen mit Tentakeln versehen; er besitzt nämlich 8 Reihen. Wie stets, so nehmen auch hier die Tentakel von innen nach außen an Länge und Umfang ab und die Reihen an Dichte zu. Die indifferenten Zellen und zum Teil auch die Stützzellen der dreiteiligen Sinnesorgane enthalten ein außerordentlich dunkles und dicht angehäuftes Pigment, so daß es vielfach schwer ist, die Einzelheiten mit Genauigkeit zu erkennen. Nur die einreihig angeordneten Tentakel der Mantelklappe und, wie überall, der Seitenwulst, sowie Tentakel VII (Fig. 36) sind pigmentfrei. Auch hier sieht man, wo das Pigment ein Ein-

dringen überhaupt gestattet, die dreiteiligen Sinnesorgane sehr genau, deren Struktureigenheit durch die schrumpfende Wirkung der Konservierungsflüssigkeit nicht verwischt ist.

Von hervorragendem Interesse ist auch bei dieser Art der Bau des vorletzten, des VII. Tentakels (Fig. 36 VII), der in den Details sich bedeutend unterscheidend von den vorletzten der übrigen Arten, doch in der Hauptsache dieselben Besonderheiten in, wie ich glaube, höchster Ausbildung darbietet. Er hat im kontrahiertesten Zustande an seiner inneren Seite eine Länge von 0,21 mm und zerfällt in zwei gleich große Abschnitte, den Fuß und das Sinnesorgan (Fig. 36 VII). Der Fuß hat eine Gesammtbreite (von Epithelsaum zu Epithelsaum) von 72 μ. An seiner inneren Seite besitzt er ein indifferentes Pigmentepithel; das Pigment ist dunkel schwarzbraun und erfüllt die Zellen so dicht, daß von den Kernen nichts zu sehen ist. Die äußere Seite reicht bis in die tief sich hinabsenkende Bucht, die zwischen ihm und dem letzten Tentakel sich findet. Von dieser Bucht aufwärts, in einer Ausdehnung von 0,16 mm, ist das Epithel ebenfalls indifferent und ebenfalls mit dunkel-schwarzbraunem Pigment vollgefüllt Fig. 36 *e*). Genau entsprechend dem inneren Ursprung des Tentakels geht außen das Pigmentepithel plötzlich in pigmentfreies über. Dasselbe besteht aus Zellen von 16 μ Höhe, die deutlichen doppelten Saum zeigen und mit zarten Cilien bedeckt sind (Fig. 36 *e*). In seiner halben Höhe nun nimmt der Tentakel eine Breite von etwa 100 μ an, welche Zunahme zum größten Teile begründet ist in der Höhenzunahme der Epithelzellen auf der Innenseite, zum geringeren in der Zunahme der Tentakelsubstanz. Die Epithelzellen sind nämlich jetzt 63 μ hoch (Fig. 36 VII) und setzen sich scharf und unvermittelt gegen die niedrigen ab. Sie behalten diese Höhe bis zur Umbiegung auf die äußere Seite bei, wo sie 32 μ messen und sich 80 μ proximalwärts erstrecken (Fig. 36 VII). Gleichfalls ist die Grenze zwischen ihnen und den pigmentfreien Zellen der Außenseite scharf, der Übergang unvermittelt. Die einzelnen Epithelzellen dieser Region sind außerordentlich schmal, nur 4 μ breit, sie stehen dicht gedrängt und sind gleichmäßig zart granuliert und zart gefärbt. Ihr Kern ist stäbchenförmig (Fig. 36 VII), lang, liegt meistens basal, selten mehr zentral. Der Saum ist deutlich doppelt konturiert, mit Resten von Borstenhaaren (Fig. 36 VII) oder auch noch mit erhaltenen kurzen Borsten besetzt. Auch hier, wie besonders bei Pecten opercularis, finden sich zwischen diesen so gearteten und

als Sinneszellen zu betrachtenden Epithelzellen keinerlei Gebilde, welche einen anderen Habitus darböten, also keine indifferenten Zellen; vielmehr ist die epitheliale Zusammensetzung dieses Sinnesorganes eine durchaus einheitliche. In Isolationen zeigen die Zellen dieses Sinnesorganes genau denselben Charakter, wie diejenigen im vorletzten Tentakel von Pecten opercularis; das dort Gesagte hat daher auch hier völlige Gültigkeit.

Alles Übrige wie bei den anderen Arten.

Spondylus gaederopus. - Der Mantelrand trägt 4 bis 5 Reihen von Tentakeln; zwischen den beiden äußersten findet sich der Seitenwulst. Die Details, soweit sie bei dem fast schwarzen Pigment zu erkennen sind, in Betreff des Baues der Tentakel, die Struktur des Ringnerven, die Lage des Ringgefäßes, Innervierung, Vaskularisation, Muskulatur und Bindesubstanz sind in so absoluter Übereinstimmung mit den Pectiniden, daß ich auf eine genauere Auseinandersetzung der Befunde verzichten kann.

Über die physiologische Bedeutung der an der freien Seite der Mantelklappe von Pecten flexuosus von mir entdeckten beiden Seitenhügel wird ein Zweifel wohl nicht aufkommen können. Es sind das Organe, welche als Analoga der bei den verschiedensten Tierformen gekannten Seitenorgane zu betrachten sind. Ebenso, glaube ich, wird die Erklärung der Funktion des bisher nicht gekannten, resp. hinsichtlich seiner Struktur verkannten Seitenwulstes, welcher sich durch den ganzen Mantelrand zwischen den beiden äußersten Tentakelreihen anscheinend kontinuierlich dahin zieht und bei allen untersuchten Arten vorkommt, keine Schwierigkeiten bereiten. Es ist dieser Wulst meiner Ansicht nach ebenfalls ein Seitenorgan und als solches analog den bekannten. Er weicht erstens dadurch ab, daß er ein nirgend unterbrochenes Ganzes darzustellen scheint. Zweitens entbehrt er der indifferenten Stützzellen in seinem Innern. Sinneszelle liegt hier an Sinneszelle und nur seitlich wird das so gebildete Organ gestützt durch sich an der Außenseite hoch, an der Innenseite weniger hoch hinaufrankende indifferente Zellen, die ich in ihrer Gesamtheit, den Architektenausdruck verwendend, als „Strebepfeiler“ bezeichnet habe. Der Ausspruch Béla Hallers (21 pg. 61), daß bei Mollusken die Sinnesorgane, wie bei Vertebraten, aus zwei Zellarten bestehen, aus Sinneszellen und aus Stützzellen, hat daher in dieser allgemeinen Form keine Gültigkeit. Ganz ohne Vorbild steht dies Verhältniß übrigens nicht da. Ab-

gesehen von den in dieser Arbeit bezüglich der Anomia ephippium geschilderten Thatsachen, sind Sinneshügel (Seitenorgane) ohne indifferente Stützzellen schon durch EISIG bei Capitelliden sehr genau beschrieben worden (13), mit denen der Seitenwulst der Pectiniden und Spondyliden, bei aller tiefgreifenden Differenz im Bau, als funktionell gleichwertig zu betrachten ist.

Anders aber gestaltet sich die Situation, wenn man über die Bedeutung der als dreiteilige Sinnesorgane erkannten Analoga der einfachen FLEMMING'schen Pinselzellen und der neu gefundenen, so eigenartig gebauten Gebilde an den Tentakeln der vorletzten Reihe ins Reine kommen will.

Was die ersteren anbelangt, so liegt bereits die FLEMMING-sche Auffassung vor, wonach es sich hier um Geschmacksorgane handeln soll (17). Er hat, wie dies schon im einleitenden Referat angegeben wurde, in den Tastfäden von Pecten Gebilde gefunden, welche den von ihm als Schmeckbecher gedeuteten Papillen von Trochus, nach dem frischen Präparat zu schließen, ähnlich gebaut zu sein schienen. Er verweist dann auf eine ähnlich zu deutende Abbildung in dem Werke von MEYER und MÖBIUS (30) bezüglich der Cirren bei Solen pellucidus und bezieht sich ferner auf HALLERS erste Studie über Rhipidoglossen (21). (Die von FLEMMING und HALLER zitierten Angaben von BOLL (1) sind auch nach meiner Meinung zu ungenau und aphoristisch und die beobachteten Thatsachen zu wenig eingehend verfolgt, als daß dieselben hier weiter berücksichtigt werden könnten.)

Wenn FLEMMING meint, daß die Wärzchen an den Tastern der Pectiniden „in der Hauptsache gleichen Bau haben", wie die von Trochus, so ist das zuzugeben. Nur muß man dabei festhalten, daß nach FLEMMINGS Abbildungen, besonders nach Fig. 4 Taf. VIII (17), die fraglichen Gebilde bei Trochus cinerarius aus einer großen Zahl von differenten und indifferenten Zellen bestehen, während hier bei den Pectiniden dieselben von nur einer Pinselzelle und zwei Stützzellen zusammengesetzt sind. Diesen Unterschied aber als nebensächlich bei Seite gelassen: sind die von FLEMMING bei Trochus cinerarius an den Fühlern gefundenen Gebilde wirklich mit den von BÉLA HALLER bei Fissurella costaria in der Mundhöhle beobachteten Schmeckbechern zu analogisieren? Ich glaube nicht. Darin hat FLEMMING völlig Recht, daß aus dem Umstande allein, daß diese Organe bei Trochus an der freien Außenfläche des Körpers sich finden, im Hinblick auf das Vorkommen von Geschmacksknospen an den Barteln der Fische eine

Zurückweisung seiner Deutung noch nicht zulässig ist. Aber wenn man die FLEMMING'schen Figuren, besonders Figur 4 (17), mit denjenigen vergleicht, die HALLER von den Schmeckbechern der Fissurelliden giebt (21 Taf. VII Fig. 27 und 28), so wird man — wenigstens ging es mir so — wenig Neigung haben, eine Übereinstimmung im Bau der betreffenden Gebilde zuzugeben. Auch die Bezugnahme auf den Befund von F. E. SCHULZE (42) in der Mundhöhle der Froschlarven und auf dessen hierher gehörige Figuren (Fig. 4 und besonders Fig. 7 Taf. XXII l. c.) beruht nach meiner Auffassung auf einer nicht richtigen Analogisierung. In allen drei Fällen handelt es sich allerdings um Organe, die aus indifferenten und aus differenten, alternierend angeordneten Zellen zusammengesetzt sind. Das ist aber, wenn wir von den hier neu beschriebenen Sinnesorganen ohne Stützzellen absehen, sonst ein allgemeines Charakteristikum von Sinnesapparaten mit sogenannter niederer Funktion, mag die letztere sein, welche sie wolle. Dann, während bei SCHULZE und BÉLA HALLER es sich thatsächlich um Schmeckbecher handelt, fehlt den von FLEMMING beschriebenen Gebilden diese Becherform vollständig. Wenn man nun auch, wie ich meine, aus dem Mangel der anatomischen Übereinstimmung noch nicht unbedingt auf eine verschiedene physiologische Funktion schließen darf, ebensowenig wie man aus dem Vorhandensein einer solchen Übereinstimmung, nach FLEMMINGS richtiger Ansicht, die Identität der Verrichtung ohne weiteres folgern kann, so wird doch dem ersten Moment, dem differenten Bau, beziehentlich dem differenten Habitus immerhin Rechnung getragen werden müssen. Und das umsomehr, je weniger Anhaltspunkte wir sonst zur Beurteilung der physiologischen Wertigkeit haben und je schwieriger sich die Analyse der letzteren bei der Unzugänglichkeit für das Experiment und bei der Unzulänglichkeit unserer Mittel gestalten wird. Was mich bestimmt, die FLEMMINGsche Deutung nicht zu acceptieren, ist folgendes. Zunächst möchte ich trotz der größeren Einfachheit in der Bildung der dreiteiligen Sinnesorgane der Pectiniden eine physiologische Identität derselben mit den vielteiligen Wärzchen der Trochiden annehmen, weil hier wie da diese Gebilde die einzigen Sinneselemente sind an Körperteilen, deren Gefühlsfunktion für Trochus wahrscheinlich, für Pecten sicher ist. Wenn man einen lebenden Pecten betrachtet, so sieht man, wie er seine so sehr zahlreichen Tentakel bald hierin, bald dorthin wendet, sie einrollend und wieder ausdehnend. Das reizvolle Spiel derselben, ihr Zurückschnellen bei

einer unvorsichtigen Berührung mit einem fremden Gegenstande und das vorsichtige Ausstrecken hernach, ihr Umhersuchen im Wasser, ihre lebhafte nie rastende Aktion, das heftige Zurückziehen und der dann folgende schnelle Schluß der Schalen, wenn man eine Anzahl derselben brüsk insultiert hat: all das ruft in dem Beobachter die Überzeugung hervor, daß das Tier sich in seiner Umgebung zu orientieren sucht, daß es dieselbe auf das genaueste, um nicht zu sagen, ängstlichste „abtastet“. Und ein solches Abtasten ist für die Muschel eine Existenznotwendigkeit, sie muß sich gegen das ihr schädliche Eindringen kleiner, sei es organischer, sei es anorganischer Objekte, in den Mantelraum schützen. Dazu aber sind die Augen, wie wir später sehen werden, nicht geeignet. Ist das aber der Fall, ist ein solcher Schutz notwendig, wo anders könnte er zu suchen sein, als in den Mantelrandfäden. Und welche Teile von diesen sind geeignet, den Rapport mit der Außenwelt herzustellen? Nur jene „Wärzchen“, um den Flemming'schen Ausdruck zu adoptieren, denn nur sie allein enthalten Sinneszellen oder vielmehr sie sind die einzigen sensiblen Elemente der Mantelrandtentakel. Diese Wärzchen stellen also in ihrer Gesamtheit die taktil empfindliche Fläche des Pectinidenkörpers dar, ebenso wie die Tentakel am Mantelrand der Anomiiden und Ostreiden den gleichen physiologischen Wert haben. Die absolute Notwendigkeit, mindestens eine Reihe der Tentakel zu passieren, die für das in den Mantelraum eintretende Wasser zufolge der Gruppierung jener Gebilde vorliegt, die sehr große Oberfläche, welche durch die Summe aller dieser Fäden repräsentiert wird, beide Momente ermöglichen eine vollständige, ausgiebige, ich möchte sagen, Abpalpierung des Wassers. Daß bei Ostrea und Anomia die Tentakel niemals aus dem Schalenpanzer heraustreten, eine Einrichtung, die für Muscheln als im allgemeinen gültig Simroth (44) annimmt, was irrig ist, wie Lima und Pecten beweisen, hat auf die Funktion keinen Einfluß, wie meine Darstellung erkennen läßt.

Eine andere Frage ist die, ob jene Gebilde außer dieser Funktion noch eine andere besitzen können. Indem Flemming die Geschmacksfunktion der Wärzchen in den Vordergrund stellte, ließ er dabei auch die Möglichkeit offen, daß sie außerdem noch eine andere physiologische Leistung zu erfüllen im stande sein, also doch wohl zur Gefühlswahrnehmung dienen könnten. Da ich die letztere als die einzige Leistung der Wärzchen betrachte, habe ich implicite die Möglichkeit der doppelten Funktion abgelehnt

und mich auch hierin in Gegensatz zu Flemming gebracht, welcher Gegensatz, wie ich noch ganz besonders betonen möchte, nur in der Deutung der Thatsachen, nicht in diesen selber beruht. Ich bekenne, mir keine Vorstellung davon bilden zu können, wie ein einziger nervöser Endapparat zwei so fundamental verschiedene Empfindungen vermitteln soll, wie es Gefühl und Geschmack sind; wie dieselben Sinneshaare das eine Mal durch chemische, das andere Mal durch mechanische Reize, oder unter Umständen durch beide gleichzeitig in einen diesen Reizen adäquaten Erregungszustand gebracht werden können. Das ist zuzugeben, daß bei niederen Tieren nicht alle fünf Sinne entwickelt zu sein brauchen, und daß ferner verwandte Sinne noch ungetrennt sein können. Aber eben nur verwandte Sinne, wie es z. B. Geruch und Geschmack sind. (Verwandt, weil beide auf chemische Reize reagieren und weil, wenn der eine zeitweilig außer Funktion gesetzt ist, die Empfänglichkeit des anderen bedeutend gemindert, wo nicht ebenfalls zeitweilig geschwunden ist. So weiß jeder aus eigener Erfahrung, daß bei einer katarrhalischen Affektion der Nasenschleimhaut der Geschmack gleich Null ist, und umgekehrt.) Nicht verwandte Sinne aber, d. h. Sinne, die auf ganz verschiedenartige äußere Einflüsse abgestimmt sind, werden überall da, wo sie vorkommen, auch an verschiedene histiologische Substrate gebunden sein, mögen im einzelnen für die mikroskopische Betrachtung die Substrate einander so ähnlich erscheinen, wie sie wollen. Kann somit nach der Lehre von der spezifischen Energie der Nerven in den von Flemming an den Tastern der Trochiden und Pectiniden gefundenen Sinnesapparaten nicht eine doppelte Funktion ihren Sitz haben, so muß man nach meinen obigen Auseinandersetzungen, wenigstens für die Pectiniden, diese Gebilde als Elemente allein des Gefühlssinnes ansehen [1]).

---

1) Simroth (44) kommt durch theoretische Erwägungen dazu, den Mollusken, in specie den Acephalen, eine eigentliche Tastempfindung abzusprechen. Er meint unter anderem pg. 331: es sei „eine Empfänglichkeit der Faser auch für die Eindrücke, die normal in das andere Gebiet gehören, keineswegs ausgeschlossen; wir empfinden den Spiritus, den wir in die Haut einreiben, mittelst der Gefühlsnerven als Brennen, und ein mechanischer Reiz unseres Olfaktorius bewirkt einen heftigen Kitzel oder Schmerz.“ Was zunächst den Olfaktorius anlangt, so ist die Annahme oder Meinung Simroths vollständig falsch. Dieser Nerv reagiert auf mechanische Reize gar nicht, resp. wird durch mechanische Reizung desselben höchstens Geruch, nie Kitzel oder Schmerz empfunden. Mechanische Reize vielmehr werden als solche ausschließ-

Die zweite Frage, welche der Beantwortung harrt, ist die: was für eine physiologische Bedeutung haben die an den Tentakeln der vorletzten Reihe von mir entdeckten Sinnesorgane? Daß die Antwort keine präzise sein

---

lich durch die Endigungen des zweiten Astes des nervus trigeminus in der Nasenschleimhaut empfunden. Und was das Gefühl von Brennen, das durch Einreibung von Spiritus hervorgerufen wird, betrifft, so begreife ich nicht, wie SIMROTH dies Moment anführen konnte als Beweis dafür, daß sensible Nerven „auch für die Eindrücke, die normal in das andere Gebiet gehören", also hier wohl in das chemische, empfänglich sein sollen. Brennen ist Schmerz und Schmerz ist eine besondere Modifikation der Gefühlsempfindung. Das findet sich in jedem Lehrbuch der Physiologie klar und deutlich ausgesprochen und die Begriffsverwirrung bei SIMROTH ist daher nicht recht verständlich. So hat schon JOHANNES MÜLLER (31) in seiner Physiologie (Bd. II pg. 494) folgendes vom Gefühlssinn gesagt: „Alle Teile, in welchen die Empfindung von der Gegenwart eines Reizes, als einfaches Gefühl bis zu den Modifikationen des Schmerzes und der Wollust, und die Empfindungen der Wärme und der Kälte möglich sind, gehören diesem Sinne an." Durch diese Definition wird aber auch die Vermutung SIMROTHS (pg. 336) hinfällig, daß das wollüstige Spiel der Schnecken vor der Begattung, das sich in der lebhaften Berührung von Lippen und Tastern äußert, etwas anderes hervorrufen könne, als hochgradige Erregung sensibler Apparate und Nerven, welch hochgradige Erregung in dem konkreten Falle eben das Wollustgefühl ist.

Indem SIMROTH ferner den Fühlern der Schnecken und den Tentakeln im Mantelrande der Muscheln eine Tastfunktion abspricht, sagt er (pg. 333): „Die gesamte Körperoberfläche, wie sie überall Sinneszellen, wenn auch nur zerstreut, trägt, wird wohl eines Gefühles fähig sein, ohne ein Tastwerkzeug vorzustellen, woran auch ihr Aussehen so wenig, wie ihr träges, gleichmäßiges Weiterschieben bei der Lokomotion erinnert. Dieses Gefühl ist aber ein passives, ich möchte sagen, der erste Anfang des Schmerzes." SIMROTH klammert sich hier offenbar zu sehr an den Ausdruck „tasten" und übersieht dabei, daß die Empfindung, die durch aktives Berühren oder passives Berührtwerden hervorgerufen wird, unter allen Umständen die nämliche ist, nämlich eine sensible. Wenn er dann fortfährt pg. 333/334: „Ich nehme daher an, daß die gewöhnliche typische Sinneszelle der Haut jene chemischen Einwirkungen, wie sie dem so verwandten Geruch und Geschmack zu Grunde liegen, in einer noch unaufgelösten Formel im allgemeinen zum Bewußtsein bringt, daß sie aber noch zu wenig verfeinert ist, um einen mehr mechanischen Reiz durch Berührung sogleich als Schmerz zu empfinden, welcher Reiz vielmehr nach Analogie eines geringen Kitzels immerhin durch Lokalisierung auf die betreffende Hautstelle eine Anschauung von dem fremden, berührenden Körper hervorbringen mag", so scheint er, wenn anders

wird, daß ich nicht werde sagen können: dies ist die Funktion, dies nicht, hat seine Ursache darin, daß ich nicht die Möglichkeit zur Anstellung geeigneter Versuche sah. Die Beantwortung stützt sich daher nur auf äußere Ähnlichkeiten und hat daher auch nur so lange Anspruch auf Gültigkeit, bis durch besonders hierauf gerichtete Untersuchungen der Deutung eine thatsächliche Basis gegeben sein wird.

Wenn man sich meine hierher gehörigen Figuren betrachtet, Fig. 28 von Pecten Jacobaeus, Fig. 32 von Pecten pusio, Fig. 35 von Pecten opercularis und insbesondere Fig. 36 von Pecten varius, bei welch letzterer Spezies sich das Organ in höchster Ausbildung findet, so wird die Ähnlichkeit mit dem mikroskopischen Bilde einer Nasenschleimhaut von einem Wirbeltiere wohl unverkennbar sein. Hier wie dort sind hohe und schmale Cylinderzellen vorhanden, welche Haare tragen, sich von den indifferenten Verwandten aufs schärfste unterscheiden und in eigentümlicher Weise gruppiert sind. Daß die Geruchsschleimhaut eines Vertebraten, abgesehen von den accessorischen Elementen, den Drüsen, noch indifferente Stützzellen enthält, während letztere hier, wie meine Präparate lehren, fehlen, ist zwar ein bedeutender Unterschied, jedoch nicht tiefgreifend genug, wie ich glaube, um die aus der Ähnlichkeit im äußeren Ansehen gefolgerte Analogie beider Organe von vornherein als unbegründet erscheinen zu

---

ich den etwas dunklen Sinn dieses und den nicht viel klareren des nächstfolgenden Satzes richtig erfaßt habe, die chemischen Sinne (sit venia verbo) als die ursprünglicheren zu betrachten und aus diesen durch höhere Differenzierung sich die mechanischen entstanden zu denken. Ich bekenne, den gerade entgegengesetzten Standpunkt einzunehmen. Die Gefühlsempfindung in allen ihren Abstufungen ist meiner Auffassung nach der ursprünlichere Sinn und erst allmählich, durch Differenzierung bisher indifferenter Elemente zu spezifischen, sind die anderen, in specie die chemischen Sinne entstanden. Diese stellen dann etwas Neues dar und sind neben dem ursprünglichen Sinne geworden. Das hier in der Ausführlichkeit auseinanderzusetzen, wie SIMROTH dies mit seiner Deduktion gethan hat, darauf verzichte ich, da ich am Schlusse der ganzen Untersuchungsreihe ausführlicher auf dies Thema zurückzukommen gedenke. Ich beschränke mich daher darauf, zur Begründung meiner entgegengesetzten Anschauung auf meine Auseinandersetzungen über dem Striche hinzuweisen. Die SIMROTH'sche Ansicht aber schon jetzt, bei der ersten sich bietenden Gelegenheit zu kritisieren, glaubte ich bei der Bedeutung, welche seine Publikation ihrem thatsächlichen Inhalte nach besitzt, nicht unterlassen zu sollen.

lassen. Soviel Mißliches immerhin ein solcher auf bloß äußere Übereinstimmungen basierter Schluß hat, will man sich aus der mikroskopisch festgestellten Thatsache überhaupt einen Vers machen und das, was sich darbietet, nicht bloß mechanisch herzählen, so wird man um diese Deutung nicht herumkommen, es sei denn, man habe etwas Besseres und Richtigeres an deren Stelle zu setzen. Ich glaube also die weiter oben geschilderten und in den angezogenen Figuren abgebildeten Organe als Geruchsorgane deuten zu sollen und es würde dann bei Pectiniden und Spondyliden die innere Fläche der Tentakel der vorletzten Reihe in ihrer Gesamtheit das Analogon einer Riechschleimhaut darstellen.

Nun hat Spengel (45) in seiner bekannten Abhandlung „die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken“ Organe bei Muscheln beschrieben, die er als Geruchsorgane deutet, die aber von ganz anderem Bau und an ganz anderem Orte gelegen sind, als diejenigen, um welche es sich hier handelt; ich muß mich daher mit diesem Autor über die wahrscheinliche physiologische Dignität beider Gebilde auseinandersetzen.

Da will ich denn zunächst bemerken, daß ich die Richtigkeit der Beobachtung für die Ostreaceen zugeben muß, indessen mich der Deutung Spengel's nicht anschließen kann. Ob die von ihm bei Gastropoden gefundenen Organe Geruchsorgane sind oder nicht, das zu untersuchen ist hier nicht der Ort; unzweifelhaft ist das Spengelsche Organ bei den Muscheln mit dem gleichen bei Schnecken homolog. Indessen aus der Homologie folgt noch lange nicht die Analogie, aus der morphologischen Gleichwertigkeit noch nicht die Identität der Funktion. Spengel glaubt aus der Lage seines Organes an der Basis der Kiemen der Acephalen auf „gewisse Beziehungen zum Atmungsvorgange, vermutlich in einer Prüfung des Atemmediums bestehend“, schließen zu können (pg. 375 l. c.). Er drückt diese Meinung noch deutlicher in der zweiten Anmerkung am Schlusse der Abhandlung (pg. 381/382) mit folgenden Worten aus: „Ich habe dieses Sinnesorgan stets als Geruchsorgan bezeichnet, und glaube, daß diese Benennung dem entspricht, was man aus der Lage des Organes über seine Funktion erschließen kann. Es liegt überall in der Nähe der Kiemen und zwar in unverkennbarer Weise gerade so, daß das Atemwasser über diese Organe hinstreichen muß, ehe es zu den Kiemen gelangt. . . . . . Man kann daraus schließen, daß das Organ die Aufgabe hat, die chemischen resp. physikalischen Eigen-

schaften des Atemwassers zu prüfen, und es scheint mir, daß die Prüfung der Beschaffenheit des Atemmediums die primäre Funktion eines Geruchsorganes ist, ohne damit bestreiten zu wollen, daß auch die Prüfung der Nahrungsstoffe auf gewisse Eigenschaften Aufgabe der Geruchsorgane sein kann und offenbar in vielen Fällen ist." Dem letzten Gedanken, daß die Prüfung des Atemwassers die ursprüngliche Aufgabe eines Geruchsorganes sei, stimme ich vollständig zu. Und ebenfalls muß ich dem beipflichten, daß, wenn ein solches Organ seinen Funktionen überhaupt nachkommen soll, es so gelegen sein muß, daß das Atemmedium mit seiner Oberfläche in die allerausgiebigste Berührung kommen kann. Aber weil das richtig ist, weil ohne solche Voraussetzungen eine Leistung eines Geruchsorganes in dem angegebenen Sinne nicht denkbar ist, darum glaube ich nicht, daß bei den Muscheln das Spengel-sche Organ, seine Homologie mit den „Geruchsorganen" der Cephalophoren und Cephalopoden zugegeben, die Funktionen hat, die der Name besagt und der Autor ihm vindiziert. Denn dem ersten Erfordernis, daß das ganze Atemwasser über diese Organe hinweggehen muß, dem ist bei seiner Lage in der Nähe des Visceralganglion in keiner Weise genügt. Man bedenke nur, daß z. B. bei Pecten, wenn das Tier seine normale Lage einnimmt, weitaus der größte Teil des Atemwassers jene Gegend, wo das Spengel'sche Organ liegt, gar nicht sieht und dennoch in die Kiemen eintritt, daß auch bei einigen anderen Muscheln, die Spengel erwähnt, bei Anodonta, Unio und Pholas, das Wasser schon über einen Teil der Kiemen hinweggestrichen sein muß, ehe es in jene Region gelangen kann. Das folgt aus der ganz einfachen anatomischen Thatsache, daß die Kiemen viel weiter, bei Pecten fast mehr als ein Drittel ihrer ganzen linearen Ausdehnung, nach hinten reichen, als das Visceralganglion und das Spengel'sche Organ gelegen sind. Entzieht sich somit ein großer, bei Pectiniden der größte Teil des zu den Kiemen tretenden Wassers der chemischen Vorprüfung durch jenes Organ, so kann dasselbe, eben aus einfachen physiologischen Gründen, keine Geruchsfunktion besitzen, da eine nur teilweise Durchforschung des Wassers auf seinen Gehalt an riechbaren Gasen für das betreffende Tier schlechterdings wertlos, wenigstens von nur sehr geringer und untergeordneter Bedeutung sein muß.

In viel höherem Maße dagegen sind die von mir entdeckten epithelialen Sinnesorgane an den Mantelrandtentakeln der vorletzten Reihe für eine solche Geruchsfunktion geeignet. Zunächst

kann kein Wasser, das habe ich schon zu wiederholten Malen ausgeführt, in den Mantelraum hinein, das nicht von mindestens einer Tentakelreihe abgetastet worden ist. Während dieses Abtastens wird aber, so meine ich, ausreichend Zeit vorhanden sein, die jedenfalls auch in die Ferne wirkenden, einen Geruch verbreitenden Gase im Wasser zu erkennen. Dem Erfordernis, daß das Atemmedium vor seinem Eintritte in das Atemorgan, wenn ich so sagen darf, chemisch untersucht sein muß, ist also in vollem Maße genügt. Daß auch alles zur Atmung dienende Wasser von der Muschel nach dieser Richtung hin geprüft wird, dafür bürgt die Zahl der mit solchen Organen versehenen Tentakel. Man vergegenwärtige sich nur, eine wie große Oberfläche alle diese vorletzten Fäden auf dem rechten und linken Rande in ihrer Gesamtheit betrachtet darbieten, und man wird mir zugestehen müssen, daß hier eine Einrichtung getroffen ist, durch welche allen noch so extravaganten Forderungen, die von physiologischen Gesichtspunkten aus gestellt werden können, in ausreichendster Weise Befriedigung gewährt wird. Diese Momente aber, die ich eben auseinander gesetzt, sind für mich hauptsächlich bestimmend gewesen, die Organe, um die es sich hier handelt, als Geruchsorgane zu deuten.

Sind somit die Spengelschen Organe bei den Muscheln ihrer hypothetischen Funktion entkleidet, so fragt es sich, welche andere Verrichtung haben sie dann. Ich weiß es nicht, und will, da ich in dieser Abhandlung näher auf dieselben nicht eingehen kann, auch gar keine weitere Vermutung aufstellen, als die, daß sie wohl den neuerdings von Thiele (48) gefundenen und von diesem Autor als Seitenorgane gedeuteten Gebilden analog sein werden, was mir aus der Ähnlichkeit des Baues beider hervorzugehen scheint.

Die Augen der Pectiniden[1]). (Fig. 37—44.)

Bevor ich die Darstellung der Resultate meiner eigenen Untersuchungen gebe, muß ich über die im einleitenden historischen Überblick nicht berücksichtigten Arbeiten, welche bisher über die Augen der Pectiniden veröffentlicht worden sind, referiren, wobei

1) Die Augen von Spondylus gaederopus waren in den wenigen Exemplaren, welche ich von dieser Spezies besaß, so ungenügend konserviert, daß ich über ihren Bau nicht ins Reine zu kommen vermochte.

ich gleichzeitig auf das ausführliche Verzeichnis der Litteratur der Molluskenaugen hinweise, das PATTEN seiner Arbeit „Eyes of molluscs and arthropods" (32) beigegeben hat. Die von diesem Autor angeführten Abhandlungen von POLI, GARNER und DELLE CHIAJE standen mir nicht zur Verfügung; die in den Lehrbüchern von SIEBOLD und BRONN enthaltenen Darstellungen schließen sich eng an WILL, beziehungsweise an WILL und DUVERNOY an und finden daher beim Referate über letztere Publiktionen ihre Erledigung.

GRUBE (20) bezeichnet bei Pecten opercularis die schwarze Zone als Pigmentschicht, welche den hervorragenden Kugelabschnitt des Auges umgiebt, und deutet letzteren wegen seiner Krystallklarheit als Linse. Beide zusammen bilden das periphere Ende eines „fleischig-häutigen Cylinders." In den basalen Teil des letzteren tritt ein Nervenfaden, der sich zu einem Becher der Retina ausbreitet. Dieser Becher umfaßt den durchsichtigen Kern, „vermutlich Glaskörper und Linse zusammen." Die Zahl der Augen anlangend bemerkt er, daß bei Pecten opercularis in jeder Mantelhälfte 38, bei Pecten varius 41 vorkommen. „Sie umgeben in der That ringsum den Mantel, man findet sie sogar in dem Teil desselben, der die Ohren der Schale auskleidet, und nur eine kleine Strecke zwischen diesen Abschnitten und dem mittleren Bogen beiderseits ist davon entblößt (pg. 30)." Histiologische Daten sind in der Arbeit nicht enthalten.

Etwas später findet sich in derselben Zeitschrift eine kurze Mitteilung von KROHN (28) „über augenähnliche Organe bei Pecten und Spondylus". Darnach hat Spondylus in jeder Mantelhälfte beinahe 100 Augen, Pecten Jacobaeus kaum 50, bei welch letzterer Spezies der der flachen Schale anliegende Mantellappen konstant mit größeren Organen versehen ist, als der entgegengesetzte. Die Grundlage der Struktur der Knöpfchen, so nennt KROHN, der sich mit einer gewissen Ängstlichkeit jeder Deutung seiner Befunde enthält, die Augen, bildet eine überall geschlossene Blase, die in ihrem Innern zwei vollkommen durchsichtige Substanzen erkennen läßt. Die den vorderen Raum der Kapsel einnehmende Substanz hat linsenförmige Gestalt; ihre vordere Konvexität liegt der zentralen vorderen Wölbung der Kapsel an, die hintere paßt in eine entsprechende Vertiefung der den hinteren Raum einnehmenden Substanz. Letztere zeigt unter dem Mikroskope faserigen Bau und stellt vielleicht das Licht empfindende Gebilde dar. „Beide Substanzen sind durch ein membranöses feines Septum voneinander

geschieden.“ Die hintere ist von zwei Pigmentlagen umhüllt, die sich nicht völlig bis zum linsenförmigen Körper erstrecken. Der Nerv läuft mitten durch den fleischigen Stiel zur Kapsel und teilt sich in zwei Zweige, von welchen der schwächere an den Boden der Kapsel geht, während der stärkere an der Außenfläche sich bis in die Gegend der linsenförmigen Substanz begiebt. „Hier durchbohrt er die Kapsel, legt sich dem oben erwähnten Septum dicht an und ist bis auf die Mitte desselben zu verfolgen“ (pg. 384).

Will (49), dessen Angaben in Siebold's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie und teilweise auch in Bronn's Klassen und Ordnungen (4) übergegangen sind, hat bekanntlich bei einer Menge Familien der Muscheln Augen von sehr komplizierter Struktur beschrieben, von denen spätere Beobachter nicht mehr die geringste Andeutung zu finden vermochten. Seine Darstellung des Pecten- und Spondylusauges ist gegenwärtig nicht mehr verwertbar, da das, was er vorbringt, infolge seiner übereilten Analogisierung und meist ungenauen Beobachtung zum größten Teil sich als irrig herausgestellt hat.

Die Darstellung, welche Duvernoy (10) pg. 73—75 von dem Auge von Pecten maximus giebt, stimmt in jeder Beziehung mit den Angaben von Krohn überein, ohne jedoch die Sorgfalt und Genauigkeit des letzteren Autors zu erreichen.

Keferstein (27) erkannte an frischen Augen von Pecten maximus eine stark lichtbrechende Linse, die hinten viel stärker gekrümmt ist als vorn. Der Augapfel ist von einer festen Haut umgeben, die als Sclerotica bezeichnet wird und deren vor der Linse liegender Abschnitt die Cornea ist. Hinter der Linse, den ganzen Raum ausfüllend, liegt eine faserige Nervenmasse, die Retina, die vorn das hintere Ende der Linse in einer kleinen Vertiefung aufnimmt. Seitlich der Linse bleibt ein ringförmiger Raum zurück, der etwas klare Flüssigkeit enthält. Bei leichtem Drucke zeigt sich die Retina aus nebeneinanderliegenden Fasern zusammengesetzt, die nach der Linse zu kolbig abgerundet sind und nach der Mitte dieses Bestandteiles zu konvergieren. Zwischen den Fasern liegen granulierte oder auch glänzende Körner oder Zellen. In der Axe des Augenstieles verläuft der Nerv, dessen Verhältnisse er im wesentlichen so beschreibt wie Krohn (28). Es fehlt dem Pectenauge ein Glaskörper vollständig; die kolbigen Elemente entsprechen den Stäbchen im Auge der Vertebraten. Er verkennt nur insofern die Struktur der Retina, als er meint, daß die Stäbchen der hintersten Schicht, der Pigmentschicht, welche unmittelbar

unter der Sclerotica liegt und aus körniges, braunes Pigment enthaltenden Zellen besteht, abgewandt sind und den vorderen, zentralen Teil der Netzhaut bilden, also an der Linse zusammenstoßen.

Die erste Arbeit, welche eine eingehende histiologische Analyse der uns beschäftigenden Gebilde gab, und durch welche allein erst ein Verständnis derselben in physiologischer und morphologischer Hinsicht ermöglicht wurde, ist Hensen's (22) bekannte Abhandlung „Über das Auge einiger Cephalopoden“, in welcher er auf pg. 220—226 das Auge von Pecten schildert.

Die Augen von Pecten sind gestielt. Der Stiel, welcher aus einer Muskelfasern enthaltenden homogenen Grundsubstanz besteht, ist von einem Pigmentepithel überzogen, das aus Zellen besteht, welche nur in $^2/_3$ ihrer Länge mit Pigment erfüllt sind, während das äußere Drittel hell und glänzend erscheint und wahrscheinlich Flimmerhaare trägt. Eine Fortsetzung des Epithels auf die vordere Fläche des Auges war in seinen Präparaten nicht zu sehen. Das Auge, nach seinen Untersuchungen von rundlicher Gestalt, was er als vielleicht auf eine Quellung durch die Chromsäure zurückführbar hinstellt, bekommt zwei Nervenstämme, von denen der kleinere hinten stets seitlich an die Bulbuswand stößt und mit seinen Bündeln den Augengrund becherförmig umfaßt, um dann in kleineren Partien rings ins Auge einzustrahlen. Der größere Nerv durchsetzt stets nur an einer Stelle die Augenwand. Das Auge ist „ausgekleidet“ von einer schmalen, verdichteten Zone der bindegewebigen Grundsubstanz, die „am vorderen Augenpole sich fast mit der Basementmembrane vereinigt“. Er bestätigt das von Krohn gefundene, das Auge durchsetzende Septum, durch welches eine vordere und eine hintere Abteilung entsteht. Dieses Septum ist nach vorn konkav, es geht, seitlich sich verdünnend, an die Wand und ist hier bis zum Eintritt des Nerven zu verfolgen; sein endgiltiges Ende hat er nicht gesehen.

Die Linse besteht aus polyedrischen, kernhaltigen, hellen Zellen und nimmt, wahrscheinlich infolge von Quellung, den ganzen vorderen Augenabschnitt ein.

Die lichtempfindende Abteilung liegt im hinteren Abschnitt und besteht aus fünf Schichten, „von vornher gerechnet eine erste, eine zweite Zellenschicht, 3. die Stäbchen, 4. das Tapetum, 5. das Pigmentstratum“ (pg. 223). Die erste Schicht wird durch eine ein- oder zweifache Lage meist spindelförmiger Zellen zusammengesetzt und reicht nicht völlig bis zur Peripherie des Auges.

Die Zellen hängen teils abgeflacht, teils spitz am Septum und sind mit dem anderen Ende den Stäbchen zugekehrt, ihr Kern ist länglich. „Die zweite Schicht besteht aus cylindrischen, auf der einen Seite abgeplatteten, auf der anderen zugespitzten Zellen. Die abgeplattete Seite ist dem Augengrunde zugekehrt“ (pg. 224). Die Zellen enden alle in einer Linie, und zwar etwas verbreitert, und es entsteht so ein scharfer Kontur, der als Membran imponiert. Eine solche ist aber nicht vorhanden. Seitlich bildet diese Schicht Wülste, welche die Stäbchen rings umschließen; dabei scheint es, als wenn die Zellen ganz niedrig würden. „Die einzige Deutung, die ich dieser Bildung bis jetzt zu geben vermag, ist die, daß sie bei dem Wachstum des Auges mit zur eigentlichen Schicht des Auges herbeigezogen werden könnten, also Ersatzmaterial wären“ (pg. 224). Die folgende Schicht ist die Stäbchenschicht. Das Aussehen der dieselben zusammensetzenden Gebilde ist ähnlich dem der Stäbchen anderer Tiere. Sie sind kernlos, färben sich nicht mit Karmin und erscheinen ziemlich homogen. Die mittleren Stäbchen verlaufen gerade, die seitlichen gekrümmt; doch ist letzteres vielleicht auf den Einfluß der Härtung zurückzuführen. Auf die Stäbchen folgt das Tapetum, das aus feinen, stäbchenförmigen Molekülen zusammengesetzt ist und aus polyedrischen kleinen Zellen zu bestehen scheint. Es reicht nicht ganz bis an des hinteren Nerven Eintritt. Der vordere Nerv, welcher seine Scheide bis ins vordere Zentrum des Septum beibehält, breitet sich hier auf der Fläche nach allen Seiten aus. Die varikösen Fäserchen desselben durchbohren die Membran und gehen an die Zellen der ersten Zelllage. Der hintere Nerv scheint nach seinem Eintritt einen Plexus zu bilden, geht dann an die zweite Zellschicht, während ihm vorher schon Kern oder Zellen anliegen. „Der Zellausläufer geht so kontinuierlich in den Nerven über, daß man nicht sagen kann, wo der eine anfängt und der andere aufhört“ (pg. 225). Hensen erwähnt dann, daß er einmal einen Nerven in oder an einer, wenn auch leicht mazerierten, Zelle verlaufen sah. Zuweilen bemerkte er in den Stäbchen einen Zentralfaden, an anderen Präparaten sah er vom breiten Ende der Zellen, welche die zweite Schicht bilden, einen Faden ausgehen, der also wahrscheinlich aus dem Stäbchen herausgezogen war. „Von den Zellen der ersten Zellschicht gehen gleichfalls Fäden nach abwärts, von den mittleren zu den Stäbchen, von den seitlichen zu den Seitenwülsten“ (pg. 226). Er vermutet, daß auch sie sich zu den Stäbchen begeben. Muskeln kommen im

Auge nicht vor. Es sei noch erwähnt, daß die vorstehende Schilderung dem Auge von Pecten Jacobaeus entnommen ist.

In einer kurzen Notiz im „Zoologischen Anzeiger" (24) erwähnt HENSEN, daß er an frischen Augen von Pecten Jacobaeus Sehpurpur gefunden habe. Indem er dann seine eben referierten Angaben nach neueren Untersuchungen voll bestätigen zu können glaubt, berichtigt er sich in zwei Punkten. Einmal ist seine Abbildung von der Linse eine unrichtige und auf die zerstörende Wirkung der MÜLLER'schen Flüssigkeit zurückzuführen, und dann sind die Retinawülste ein ebenfalls durch dieses Reagens bewirktes Artefakt, da sie in guten Präparaten, die durch Härtung in Osmiumdämpfen gewonnen waren, fehlen.

Während die Autoren, deren Arbeiten ich referierend bisher wiedergegeben habe, das äußere dem Augenstiel aufsitzende Pigmentepithel als Chorioidea betrachtet haben, erklärt CHATIN in seiner ersten Mitteilung im „Bulletin de la société philomathique" (8, pg. 8—14) das, was als Pigmenthaut und Tapetum sonst beschrieben wurde, als Chorioidea und läßt die freien Enden der Stäbchen, deren Zusammensetzung er im wesentlichen wie HENSEN angiebt, in dieselbe eintauchen. Inwieweit eine solche Auffassung berechtigt ist und den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, werden wir später sehen. In der zweiten Mitteilung (ibidem pg. 45—48) giebt er eine neue Deutung der durch KROHN zuerst gefundenen Zweiteilung des Opticus bei seinem Zutritt zum Auge, indem er die durch diese Zweiteilung bewirkte doppelte Innervierung der Retina gewissermaßen als eine physiologische Absurdität betrachtet. Er sagt l. c. pg. 47: „le nerf optique véritable, le seul qui puisse conserver ce nom, se rend à la rétine . . . . .; l'autre rameau, se séparant du précédent à la base du tentacule oculifère (Pecten maximus) ou plus près de l'oeuil (P. Jacobaeus etc.) est destiné aux téguments ambiants et leur donne une sensibilité des plus délicats." Er findet nämlich an Goldpräparaten, daß die feinen, varikösen Fibrillen dieses Nerven zwischen den großen Epithelzellen enden, welche diese Gegend bedecken. Hier sollen auch einzellige Drüsen vorkommen. Dadurch, daß der hintere Opticus der Autoren mit dem eigentlichen Sehorgan nichts zu thun hat, nähert sich letzteres dem Typus der Augen bei anderen Mollusken.

Die Untersuchungen von HICKSON (25) über das Pectinidenauge sind vorzugsweise an Pecten maximus angestellt. Bei dieser Spezies besteht das Sehorgan aus einer Cornea, der dahinter ge-

legenen Linse, der darauf folgenden Retina, von jener durch die Ausbreitung des Opticus an ihrer vorderen Fläche getrennt. Auf die Retina folgt das Tapetum und auf dieses ein rotes Pigment. Die Kerne der die sogenannte Cornea darstellenden pigmentlosen Zellen an der freien Wölbung des Bulbus sind bei Pecten maximus rund und zentral gelegen. Die Cornea besteht aus zwei Teilen, den Epithelzellen, die eine pigmentlose Fortsetzung der Pigment enthaltenden Epithelzellen des Stieles darstellen und niedriger als diese sind, und der „Basementmembrane", welche von einer dünnen Bindegewebsschicht gebildet wird, die nur halb so breit ist wie die Epithellage. Diese Bindegewebsschicht ist durch die Anwesenheit zelliger Elemente ausgezeichnet, die erst an den Seiten wieder auftreten. Die Linse ist bei dem frischen P. m. elliptisch (die größere Axe verläuft parallel zur Ebene des Mantels) und zeigt bei dieser Betrachtung eine markierte Braunfärbung und eine Zahl feiner Streifen in der Richtung der Längsaxe. Im Zentrum der Linse sind die Zellen polygonal, nach der Peripherie zu werden sie breiter, „until at the periphery they are strapshaped". Zwischen Linse und Retina beschreibt er als neu ein Ligament, welches ihr als Unterlage dienen soll; es ist dies die durch Krohn gefundene und von Hensen bestätigte Quermembran. Die Linse befindet sich in einem Raum, der mit Flüssigkeit erfüllt und bei Pecten maximus am größten, bei Pecten opercularis am kleinsten ist. Seine etwas unklare Beschreibung der Retina kommt über die von Hensen gegebenen Details nicht hinaus. Das Tapetum wird von einer großen Menge feiner Fibrillen gebildet. Im Pigmentstratum konnte er die von Hensen beschriebene zellige Zusammensetzung nicht wiederfinden. Die beiden Äste, in welche der Opticus sich teilt, nennt er „retinal nerve" und „complementary nerve"; jener ist der vordere, dieser der hintere Nerv. Er meint ferner, daß das Auge bei Pecten maximus in höchster Ausbildung sich findet, bei Pecten opercularis in geringster, während Pecten Jacobaeus (er hat nur diese drei Arten untersucht) zwischen beiden die Mitte hält.

Bezüglich des Spondylus-Auges giebt Hickson später eine kleine Mitteilung (26). Das Auge soll manchmal auf dem Mantelrand selbst aufsitzen, weil der Stiel sehr kurz ist. Im übrigen verhält es sich ganz wie das gleiche Organ von Pecten.

Oscar Schmidt (40), der in der kurzen Notiz, welche über das Pectenauge in der achten Auflage seines Handbuches der vergleichenden Anatomie enthalten ist, einen Zweifel an der Licht

perzipierenden Funktion des fraglichen Organes ausspricht, schildert nach Präparaten von CARRIÈRE die anatomischen Verhältnisse im wesentlichen wie die früheren Autoren. Seine Angaben über den Bau der Stäbchenschicht wurden später von CARRIÈRE in dessen noch zu erwähnendem Buche richtig gestellt.

SHARP (43), der an Pecten hastatus und magellani seine Beobachtungen angestellt hat, seine Abbildungen aber auf eine Kopie zweier von HENSEN gezeichneten Zellen beschränkt, glaubt bei seiner großen Vorliebe für Pigmentzellen, daß in diesen, die nach der Angabe der Autoren den Augenstiel bekleiden, der eigentliche Sitz der Sehfunktion sei, während das sogenannte Auge eine andere Verrichtung habe. Er verwendet dabei für sich eine Bemerkung HENSEN'S, die dieser en passant hat fallen lassen, übersieht aber dabei vollständig, daß HENSEN selber seine Vermutung sofort wieder aufgehoben hat. Für die Kenntnis des feineren Baues der Augen hat er, wie PATTEN mit Recht tadelnd hervorhebt, nicht das Geringste beigetragen.

In CARRIÈRE'S monographischer Abhandlung über „die Sehorgane der Tiere“ (6) sind einige neue, interessante Beobachtungen über das Pectenauge enthalten. Indem ich bezüglich seiner Angaben über den verschiedenen Glanz der Augen der einzelnen Spezies in vivo auf die Abhandlung selber (l. c. pg. 100), bezüglich dessen, was er über die Verteilung und die Anzahl der Augen mitteilt, auf das verweise, was ich bei Beschreibung der eigenen Untersuchungen geben werde, will ich an dieser Stelle nur auf seine Darstellung des histiologischen Baues eingehen.

Zunächst konstatiert er zum ersten Male in dem vorderen Augenraume das Vorkommen von Blutkörperchen, welche in dem zwischen Linse, Septum und Bulbuswand sich findenden Raume zu treffen sind. HICKSON (25) hatte hier nur einen mit Flüssigkeit gefüllten Raum gesehen, sich aber über die Natur der Flüssigkeit nicht ausgelassen. Die innerste Schicht der Retina wird von kurzen Cylinderzellen gebildet, die sich in Osmium dunkel färben. Darauf folgt eine Lage spindelförmiger, langer Zellen mit runden, im zentralen, etwas erweiterten Ende liegenden Kernen. Eine Endigung des vorderen Nerven in diesen beiden Schichten konnte er nicht finden. Die innerste Lage, die der Stäbchenzellen, schildert er, wie folgt (pg. 103): „Die Form der Zellen (ohne Stäbchen) ist die eines schmalen Kegels, in dessen Basis der rundliche Kern liegt, und dessen Spitze in einen langen, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen ist. Diese Fortsätze sind immer nach der

Peripherie, der Eintrittsstelle der äquatorialen Nervenfasern, hin gerichtet und bilden bei den zentral gelegenen Zellen einen größeren oder kleineren Winkel mit dem Körper der Zellen. Die zentralen Zellen sind immer kürzer als die peripheren." Hinsichtlich des letzteren Punktes finden zwischen den einzelnen Arten sich einige nebensächliche Verschiedenheiten. Zwischen diesen Zellen und den eigentlichen Stäbchen findet sich die Siebmembran. Die Stäbchen, die frisch rötlich aussehen (Sehpurpur), sind von einer Masse umhüllt, die sich in Osmium tiefschwarz färbt, also wohl eine fettreiche Substanz darstellt. Die unmittelbar an das Tapetum grenzenden Zellen setzen sich an die Siebmembran an, ohne mit den Stäbchen in Verbindung zu treten, in welch letzteren er den Hensen'schen nervösen Zentralfaden zwar sieht, ohne ihn aber als solchen betrachten zu können, da derselbe bei verschiedener Stellung des Focus seine Lage wechselte. An der Peripherie der Schicht der Stäbchenzellen liegt ein Ringwulst von Zellen, wahrscheinlich Ganglienzellen. Bezüglich des Tapetum und der Pigmentschicht decken sich seine Angaben mit denen Hensen's.

Die in Patten's Arbeit (32) enthaltenen Angaben über den Bau der Pectenaugen weichen von denen der bisher erwähnten Forscher in den hauptsächlichsten Momenten vollständig ab. Da ich gerade auf diese höchst beachtenswerte Publikation wiederholt werde hinweisen müssen, so verzichte ich, um spätere, lästige Wiederholungen zu vermeiden, auf eine exzerpierende Wiedergabe seiner Darstellung. Nur so viel will ich bemerken, daß ich mich seiner Schilderung des histiologischen Verhaltens der Retina, einige nicht besonders wichtige Punkte ausgenommen, vollständig anschließe.

Die letzte Arbeit über das Auge von Pecten, deren ich habhaft werden konnte, ist die „Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln" von Bütschli (5). Es wird darin auf eine Arbeit von Hilger über Pectenaugen verwiesen, die mir aber beim Schreiben dieser Zeilen noch nicht zu Gesicht gekommen, also wahrscheinlich noch nicht erschienen ist. Die Tendenz dieser Notiz ist eine wesentlich morphologische, indem Bütschli den auch von Patten, dessen Arbeit er nicht kannte, ebensowenig wie Patten die seinige (ich weiß nicht, welche von beiden später erschienen ist) gesehenen Übergang der Pigmenthaut (Tapetum Patten) in die Retina beschreibt und so eine größere Übereinstimmung mit der Anordnung der Netzhautgebilde bei den übrigen

Mollusken glaubt deduzieren zu können. Die Existenz des Septum hält er nicht für erwiesen.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß ein consensus omnium nur hinsichtlich der elementarsten Zusammensetzung der Augen vorhanden ist, daß aber über die Struktur der einzelnen Gebilde, über die Bedeutung dieser Strukturen und über die Beziehung der einzelnen Elemente zu einander die größten Meinungsverschiedenheiten herrschen.

Ich wende mich nunmehr zur Darlegung meiner Untersuchungsresultate.

Die Zahl der Augen, welche in jeder Mantelrandhälfte stehen, variiert derartig, daß links stets mehr als rechts vorhanden sind, namentlich bei Pecten Jacobaeus, wo diese Differenz am meisten sich ausgesprochen findet.

Bei einem Exemplare von Pecten Jacobaeus, welches eine Länge von 80 mm hatte, waren links 32, rechts 14 Augen vorhanden. Ferner bei

P.	Jac.	90	mm	l.	links	41,	rechts	15	Augen,
„	„	44	„	„	„	38	„	14	„
P.	var.	29	„	„	„	35	„	33	„
„	„	29	„	„	„	36	„	30	„
„	glaber	36	„	„	„	40	„	31	„
„	„	38	„	„	„	43	„	30	„
„	„	30	„	„	„	44	„	38	„
„	„	29	„	„	„	38	„	25	„

Aus diesen Zahlen, die sich im wesentlichen decken mit denen, welche Carrière giebt, folgt zunächst, daß die kleineren Arten mehr Augen besitzen als die großen, während bei letzteren die einzelnen Augen größer sind, an welcher Stelle des Mantelrandes sie sich auch finden mögen. Bin ich also in diesem Punkte in Übereinstimmung mit Carrière, so ist das hinsichtlich einer anderen Folgerung dieses Autors nicht der Fall. Wenn nämlich Carrière meint, daß „große Tiere im allgemeinen mehr Augen als kleinere derselben Art haben“, und daraus den Schluß zieht, „daß die Augen dieser Muscheln nicht nur zur Zeit der embryonalen Entwicklung, sondern auch bei dem erwachsenen Tiere noch beständig entstehen“ (pg. 101), so ist das „im allgemeinen“ nicht richtig. Aus Carrières Zahlen geht zunächst hervor, daß Tiere derselben Spezies und von derselben Größe nicht immer gleich viel Augen besitzen, ferner, daß kleinere derselben Art zuweilen mehr Augen haben als große, womit sich einige der hier mit-

geteilten Daten decken. Ich halte es nun für sehr gewagt, aus einem solchen inkonstanten Befunde eine biologisch so weit gehende Folgerung zu ziehen, wie die ist, daß postembryonal neue Augen entstehen können, möchte vielmehr sagen, daß eine Gesetzmäßigkeit, soweit wir die Situation bis jetzt zu überblicken vermögen, nicht vorhanden ist, sondern daß hier in ihren ursächlichen Momenten noch unverstandene individuelle Differenzen vorliegen, die übrigens von nur untergeordneter Bedeutung, sowohl in morphologischem wie physiologischem Betracht, sein dürften. Auch dem Umstande, daß bei großen Arten größere Augen sich finden, glaube ich nicht viel Beachtung schenken zu sollen. Ebenso ist meines Erachtens von nebensächlicher Bedeutung jene Art der Verteilung der Augen, deren PATTEN gedenkt. Er findet meistens, daß zwei Augen von größerem Durchmesser nebeneinander stehen und dann zwei Augen von kleinerem folgen, ohne daß sich indessen in der Gruppierung der Paare ein bestimmtes System erkennen ließe. Dem kann ich nicht beistimmen, und diese Abweichung veranlaßt mich überhaupt nur, die Angelegenheit zu berühren. Ich finde nämlich bei allen von mir untersuchten Pectenarten, ausgenommen glaber, dessen Augen alle gleich groß sind, daß ein Alternieren zwischen großen und kleinen Augen statthat, und zwar in der Weise, daß auf ein größeres Auge immer ein kleines folgt. Letztere sind, das ist namentlich deutlich bei Pecten Jacobaeus, in den rinnenförmigen Vertiefungen der Schaleninnenfläche gelegen, welche den Rippen der äußeren Fläche entsprechen, und die großen Augen finden sich immer auf den jenen Vertiefungen folgenden Erhöhungen der Schaleninnenfläche vor. Die Augen stehen also im Mantelrande in einer Zickzacklinie. Von größerer Bedeutung dagegen ist es, daß in den Mantelrandteilen, welche im einspringenden Winkel der Schalen gelegen sind, keine Augen vorkommen und daß diese erst wieder den Ohren der Schale zu auftreten, worauf übrigens schon GRUBE (20) hingewiesen hat. Hier sind sie dann stets klein und nur etwa 4—5 an Zahl beiderseits.

Die Augen der Pectiniden sitzen auf Stielen auf, deren Substanz eine direkte Fortsetzung der des Mantelrandes ist und die von einem in den verschiedenen Regionen verschieden gestalteten Epithel bedeckt werden.

Der Stiel des Auges ist bei den einzelnen Arten von verschiedener Länge und hat im allgemeinen drehrunde, cylindrische Gestalt. Die Bindesubstanz, welche ihn bildet (Fig. 37, 38, 39 *st*), unterscheidet sich insofern von der der Tastfäden und des Mantel-

randes, als hier die Fibrillen, welche durch ihre Verflechtung die einzelnen Maschen derselben hervorbringen, weniger zahlreich, die Maschen selber daher weit größer sind als in jenen erwähnten Regionen, und daß somit das ganze Gewebe ein mehr homogenes Aussehen erlangt. Die seit Alters her übliche Angabe, daß die Substanz des Augententakels von knorpelartiger Beschaffenheit ist, hat daher, wenn wir von der Konsistenz absehen, eine gewisse Berechtigung. In der Substanz der Tentakel sieht man auf Längsschnitten, wie dies PATTEN ganz richtig angegeben, verschiedene Gefäßlumina (Fig. 38 *ar*), welche bald quer-, bald längsgetroffen sind und die, wie man sich durch Kombination der einzelnen Schnitte einer Serie vergewissern kann, sämmtlich zu einem großen Gefäße, der Hauptader des Augenstieles und der Augen, gehören. Im Stiel findet man ferner Muskeln. Dieselben bestehen durchaus nicht, wie PATTEN dies angiebt und auf Fig. 19 Tafel 29 l. c. (32) auch abbildet, aus langgestreckten spindeligen Zellen, sondern stellen, wie an den anderen Teilen des Acephalenkörpers und bei Mollusken überhaupt, lange, multinucleäre Stränge dar, deren zellige Komponenten so dicht und eng aneinander liegen, daß sie einzeln in guten Präparaten nicht zu erkennen sind. Diese Muskeln verlaufen an der Innen- und an der Außenfläche unter dem Epithel des Stieles (Fig. 37, 38, 39 *mm*), fehlen aber in der Axe desselben; sie stellen also, als Ganzes betrachtet, einen kontraktilen, subepithelial gelegenen Schlauch dar. Sie enden stets und ausnahmslos bei allen Augen, die ich von den verschiedenen Spezies untersucht habe, dicht am proximalen Ende der Augenblase (Fig. 37, 38, 39), treten aber weder mit dieser in direkte Verbindung, noch setzen sie sich in die bindegewebige Lage fort, welche, unterhalb der Epithelzellen gelegen, die Augen umkleidet. Die gegenteilige Angabe PATTEN's (32), daß sich einzelne Muskelfasern, die teilweise auch von den Epithelzellen sollen entspringen können, in jene das Auge umkleidende Bindesubstanzlage fortsetzen und hier „appear to terminate with an outward curve, as though attached to the epithelium at that point, forming what we shall call the ciliaris“ (pg. 580 l. c.), diese Angabe PATTEN's, sage ich, hat eine thatsächliche Basis nicht. Nichts dergleichen existiert und der der Accomodation dienende Ciliaris ist nicht vorhanden; PATTEN hat hier Bindegewebsfibrillen mit Muskelfasern verwechselt. Es sei noch erwähnt, daß diejenige Portion des kontraktilen Schlauches, welche sich an der Innenfläche findet, bei einzelnen Arten, so besonders P. glaber, stärker entwickelt ist

als die an der Außenfläche dahinziehende. PATTEN hat in Fig. 19 und Fig. 39, die beide von Pecten Jacobaeus stammen, vereinzelt in der Substanz des Stieles liegende multipolare Ganglienzellen gezeichnet. Ich kann die Richtigkeit dieses Bildes nicht zugeben, da ich nicht ein einziges Mal in den vielen Dutzenden von Augen, die ich von jeder Spezies untersucht habe, auch nur die Andeutung des Vorkommens von Ganglienzellen in dieser Gegend wahrnehmen konnte.

Die Stellung der Augenstiele auf dem Mantelrande ist bei allen untersuchten Arten folgende: der Stiel bildet einen mit der Schaleninnenfläche spitzen, mit dem inneren Abschnitte der Mantelrandfläche stumpfen Winkel, die innere Fläche des Stieles selber ist demgemäß die längere, die äußere die kürzere (Fig. 37, 38, 39 *e* und *c*). Dadurch erhält das Auge eine auch in vivo zu beobachtende Richtung nach außen, oder, wenn wir die normale Haltung des Tieres berücksichtigen: die Augen im linken Mantelrande, der ausnahmslos der obere ist, sehen nach oben, die im rechten nach unten (Fig. 37, 38, 39).

Das Epithel, welches den Augenstiel bekleidet, ist eine direkte Fortsetzung des Epithels der Oberfläche des Mantelrandes. Hier fast platt, wenigstens von sehr niedriger kubischer Form, wird es beim Übergang zum Stiel allmählich cylindrisch (Fig. 37, 38, 39 *ep*), d. h. es nimmt an Höhe zu und an Breite ab, bleibt aber durchaus indifferent. Es hat bei Pecten Jacobaeus an der Außenfläche eine Höhe von etwa 16 μ, an der Innenfläche von 24 μ und enthält ein spärliches, braungelbes Pigment, namentlich an der Außenseite, das jedoch in den Stielen der Augen, welche aus der Gegend der Ohren der Schale entnommen sind, fehlt. In gleicher Weise ist das Epithel an den Augenstielen der übrigen Arten gestaltet.

Fast genau in gleicher Höhe mit der proximalen Wölbung des Auges auf der Außen-, ungefähr entsprechend dem Äquator des Organes auf der Innenseite, bekommt dieses Epithel nun einen anderen Charakter (Fig. 37, 38, 39 *pig*). Mit Ausnahme von P. Jacobaeus, wo sich die Höhe des Stielepithels und der das Auge außen bekleidenden Zellen gleich bleibt (Fig. 38), werden die Zellen bedeutend, bei einzelnen um das Vierfache höher als die Epithelzellen des Stieles (Fig. 37, 39). Sie sind bei Pecten opercularis beiderseits 20 μ, bei varius 36 μ, bei glaber ebenfalls 36 μ, bei flexuosus 40 μ und bei pusio auch 40 μ hoch. Sie enthalten ein bei Pecten varius und pusio schwarzes, bei Pecten

glaber und opercularis dunkelbraunes, bei Pecten Jacobaeus und flexuosus gelbbraunes Pigment, welches bei den ersten beiden Arten die Zellen dicht erfüllt (Fig. 39, 40), bei den übrigen nur die basalen zwei Drittel einnimmt, das freie Drittel aber frei läßt (Fig. 37, 38). An geeignet tingierten Präparaten (Eosin-Hämatoxylin) färbt sich dann dieses Drittel intensiv, erscheint dicht granuliert und es zeigen sich somit diese Epithelzellen als ganz wesentlich verschieden von den übrigen indifferenten Epithelzellen des Stieles und des Mantelrandes überhaupt, da letztere weder diese Färbbarkeit, noch die Granulierung besitzen. Der Kern ist selbstverständlich nur von den zu zweidrittel pigmentierten Zellen zu sehen und ist hier so gelagert, daß seine eine Hälfte im Pigment steckt, seine andere als blaugefärbte knopfförmige Erhabenheit aus dem Pigment hervorsieht (Fig. 37 *ke*). Beide Formen dieser das Auge bekleidenden Epithelzellen zeigen auf Schnitten einen feinen doppelten Saum (Fig. 37, 38), auf welchem auch nicht eine Spur von Cilien zu sehen ist. Sie stecken mit kurzen, groben Wurzeln im Bindegewebe, stehen aber weder mit Nervenfasern in Verbindung, noch mit Muskelzellen.

Man hat die Gesamtheit dieser Epithelzellen, welche als ein außen tief, innen weniger tief herabreichender Pigmentmantel das Auge umhüllen, wohl früher als „Chorioidea" bezeichnet; eine ganz unzulässige Analogisierung, da das Wesentliche der Chorioidea nicht das Pigment, sondern die Vaskularisierung ist, wie dies Hensen mit der ihm eigenen Klarheit schon ausgeführt hat (23), von Gefäßverteilung in diesem Epithel aber keine Rede ist. In neuerer Zeit bis inklusive Patten, aber exklusive Hensen, ist dann dieser Pigmentmantel „Iris" genannt worden. Wenn man als hauptsächliches Moment für die Leistung der Iris die bloße Abblendung der Lichtstrahlen ansieht, dann kann man diese Analogisierung allenfalls gelten lassen. Rechnet man aber als unumgänglich nötig zur Iris noch die Fähigkeit der Kontraktion und Dilation und der dadurch bewirkten Accomodation, so hat der Pigmentmantel nichts gemein mit einer Iris. Daß aber diese kontraktile Eigenschaft der Iris ein physiologisch wesentliches Moment ist, das beweisen meines Erachtens die Augen albinotischer Tiere zur Evidenz. Ich halte es daher für richtiger, die Bezeichnung „Iris" für die Gesamtheit dieser Zellen fallen zu lassen und dafür den indifferenten Ausdruck „Pigmentmantel" anzuwenden. Der Vorzug einer solchen Benennung läge darin, daß sie zu einer falschen physiologischen Vorstellung niemals Veran-

lassung geben könnte, wie das bei der gebräuchlichen sehr wohl möglich ist.

Patten (32) erwähnt, bei Pecten varius und opercularis Augen gefunden zu haben, deren freier Pol vollständig mit Pigment bedeckt war. Ich kann dies nicht bestätigen, sondern habe an allen Augen der mir in sehr reichlicher Menge zu Gebote stehenden Exemplare ausnahmslos die Verhältnisse getroffen, die in folgenden Zeilen beschrieben werden sollen.

Nach dem freien Pole des Stieles zu erleidet das Pigmentepithel eine vollständige Veränderung in seinem Aussehen dadurch, daß es farblos und durchsichtig wird und so die Möglichkeit zum Eintritt von Lichtstrahlen in das Innere des Auges gewährt (Fig. 37, 38, 39 *pe*, Fig. 40).

Diese am meisten peripher gelegene, kreisrund umgrenzte Partie des Epithels bildet die äußere Schicht des von Hensen (23), dessen Terminologie ich auch hier acceptiere, als Pellucida (Cornea der Autoren) bezeichneten Abschnittes des Auges.

Man kann drei Typen dieser Schicht der Pellucida unterscheiden, die alle darin übereinstimmen, daß sie aus einer einfachen Lage kernhaltiger Zellen bestehen und daß sich die Zellen des Pigmentmantels scharf abgeschnitten gegen sie abgrenzen. Im ersten Typus (Pecten flexuosus, glaber und opercularis, Fig. 37 *pe*) sind die Zellen platte Gebilde, deren gegenseitige Abgrenzung nicht mehr wahrnehmbar ist. Sie sind bedeutend niedriger als die Zellen des Pigmentmantels (Fig. 37) — 4 μ P. flex., 6 μ P. oper. und glab. — die Schicht aber, welche sie bilden, hat infolge der darunter liegenden, sehr stark gewölbten Linse, namentlich bei Pecten flexuosus, eine große Konvexität, sodaß eine Einsenkung an dieser Stelle, beziehungsweise ein wallartiges Überragen der Pigmentzellen nicht vorhanden ist. Den zweiten Typus repräsentiert die Pellucida der Augen von Pecten Jacobaeus und varius (Fig. 38, 40). Bei beiden Arten sind die Zellen der äußeren Pellucidaschicht cylindrisch und deutlich gegeneinander abgesetzt; sie haben da, wo sie an die Zellen des Pigmentmantels angrenzen, einen etwas geringeren Höhendurchmesser als jene (Fig. 40) (ausgenommen sind die Augen in der Nähe der Schalenohren von Pecten Jacobaeus, Fig. 38), nehmen aber schnell zu und sind dann ebenso hoch wie die Pigmentzellen. Bei Pecten Jacobaeus, in den Augen aus der Mantelrandmitte, liegt in diesen Zellen der Kern basal, bei Pecten varius im freien Drittel (Fig. 40). Durch jene erwähnte geringe Größenabnahme überragt der Pigmentmantel, be-

sonders bei Pecten varius, wallartig die Pellucida (Fig. 40), ein Verhältnis, das CARRIÈRE in seiner Fig. 82 ebenfalls zeichnet. Den dritten Typus endlich zeigt Pecten pusio (Fig. 39). Hier sind an der Grenze des Pigmentmantels die Pellucidazellen von gleicher Höhe wie die Pigmentzellen, nehmen dann aber rasch zu und erreichen in der Mitte einen Durchmesser von 56 μ, so eine stark gewölbte Schicht cylindrischer und deutlich konturierter Zellen darstellend (Fig. 39 *pe*). Der Kern dieser Zellen liegt stets im basalen Drittel, entweder an der Grenze desselben und des mittleren Drittels oder ganz basal. PATTEN, der diese Formation der Pellucida zuerst gesehen hat, zeichnet bei einem fast ausgebildeten Pecten pusio (l. c. Fig. 10 Taf. 28) diese Zellen mit Kernen, die im distalen Teile gelegen sind. Es ist das entschieden nicht richtig, wenigstens nicht für das erwachsene Tier. Welchem Typus die äußere Pellucidaschicht bei den einzelnen Arten aber auch angehören mag, ihre Zellen stimmen insofern überein, als sie nichts anderes als indifferente, hyaline und doppelt gesäumte, dabei cilienlose Gebilde sind. Ihre Befestigung in der darunter liegenden inneren Pellucidaschicht ist, wie Mazerationen, besonders in MÜLLER'scher Lösung, zeigen, die gleiche wie bei allen indifferenten Zellen. Nur daß hier die wurzelförmige Ausfaserung sehr spärlich ist und die einzelnen Wurzeln sehr kurz sind. Die sehr komplizierten Verhältnisse, die hinsichtlich dieses Punktes PATTEN (32) anführt, die ganz eigentümlichen Zellformen, die er hier gesehen haben will (cfr. Fig. 31 l. c.), wonach an den Seiten verschiedenartige Vorsprünge vorkommen, die in entsprechende Vertiefungen der Nachbarn passen, was ein an Riffelzellen erinnerndes Flächenbild hervorruft (Fig. 37 l. c.), die Endigung der proximalen Zellausläufer in der äußeren Fläche der Linse — allen diesen Angaben fehlt nach meinen Untersuchungen die thatsächliche Basis. Sei es durch ungenügende Mazerationen oder auch gerade im Gegenteil durch zu heftige Einwirkung der verwandten Reagentien, sowie ferner durch nicht genügende kritische Würdigung des Schnittbildes, denn alles das zeichnet er auch im Schnitte, ist PATTEN in diese Irrtümer verfallen, deren schwerster der angebliche Zusammenhang der Zellen der äußeren Pellucidaschicht mit der Linse ist.

Auf die äußere folgt die innere Pellucidaschicht (Fig. 37, 38, 39 *pi*). Dieselbe ist eine direkte, kontinuierliche Fortsetzung der Bindesubstanz des Stieles. Das Auge der Pectiniden nämlich stellt eine die freie Hälfte des Stieles einnehmende Blase

von meist ovaler Gestalt (Fig. 37, 38, 39) dar, die allseitig von der Substanz des Stieles umschlossen ist und die ihren breiten Pol nach dem Stiel, den spitzen nach der freien Seite zu gerichtet hat. Gegen letztere hin wird diese bindegewebige Hülle (Fig. 37, 38, 39 *conj*) immer dünner und ist unter der äußeren Pellucidaschicht, namentlich in der Mitte, kaum noch halb so dick wie an den Seiten (Fig. 40). Nur an den an der Rücken- bezw. an der Bauchseite, in der Nähe der Schalenohren, stehenden kleinen Augen ist die innere Pellucidaschicht zuweilen von gleichem Dickendurchmesser wie die seitliche Bindegewebslage. Mit der Abnahme des Volumens geht gleichzeitig eine Veränderung im histiologischen Verhalten Hand in Hand. Während die Bindesubstanzhülle, welche die Seitenpartieen des Auges bekleidet, ganz und gar den Charakter der Bindesubstanz des Stieles bewahrt, so also zahlreiche Kerne und einzelne geschlängelt verlaufende Fibrillen zeigt (Fig. 37, 38, 39 *conj*, Fig. 40) und die geringe Transparenz besitzt, die dem Bindegewebe im allgemeinen zukommt, ist die innere Pellucidaschicht hyalin und enthält nur noch sehr spärliche Kerne und gar keine Fibrillen mehr (Fig. 37, 38, 39 *pi*, Fig. 40). Diese ihre fast homogene Beschaffenheit macht sie zum Durchtritt von Lichtstrahlen geeignet. PATTEN (32) nennt diese Schicht „Pseudocornea“, eine Bezeichnung, die ich aus später noch zu berührenden Gründen nicht acceptieren kann, ebensowenig wie die Benennung der vorderen Schicht als „Cornea“. Derjenige Rand der inneren Pellucida, auf welche die äußere aufstößt, zeigt in manchen Schnittpräparaten, namentlich von Pecten Jacobaeus, eine feine Zähnelung, als Andeutung der Art und Weise, wie die Zellen der äußeren Schicht in der inneren haften.

Die Bindesubstanz, welche an die seitliche und proximale Wand der Augenblase anstößt, ist dadurch ausgezeichnet, daß ihre Grenzschicht gegen das Auge in tingierten Schnitten den Farbstoff etwas intensiver aufgenommen hat als die übrigen bindegewebigen Partieen. Dadurch entsteht eine scharfe, relativ breite Begrenzungslinie (Fig. 37, 38, 39 *bi*). In sehr großen Augen kann dann dieselbe so breit erscheinen, daß sie als eine gesonderte, lamellöse Schicht imponiert; indessen entspricht das dem thatsächlichen Verhalten nicht. Durch kein Reagens ist es mir gelungen, hier eine selbständig existierende, bindegewebige Lamelle zu isolieren; stets und in allen Fällen war nur der im Schnitt als Verdickung erscheinende Kontur in untrennbarem Zusammenhange mit dem darunter liegenden Gewebe zu sehen. Auch hier befinde

ich mich in thatsächlichem Widerspruche mit PATTEN, der diesem Grenzkontur eine überaus komplizierte Struktur zuschreibt. Ich habe nichts von dem gesehen, was PATTEN schildert und abbildet, und kann daher, da ich zum Teil dieselben Methoden anwandte wie er, nur sagen, daß meines Erachtens seinerseits hier eine vollständige Verkennung der histiologischen Verhältnisse vorliegt. PATTEN nennt diesen Grenzkontur „Sclera“. Ich halte das nicht für gerechtfertigt, sondern nur für ein Spielen mit der Analogie, bin vielmehr der Ansicht HENSEN'S (23), daß eine Sclera sensu strictiori dem Pectenauge fehlt und daß dieselbe durch die ganze Substanz des Stieles dargestellt wird.

Die bis jetzt beschriebenen Teile, Pigmentmantel, Pellucida und Bindesubstanz, sind die Hüllen des Pectinidenauges; das Organ selber besteht aus zwei Abteilungen, die von differentem histiologischem Bau auch funktionell verschieden sind. Die den distalen Abschnitt einnehmende Abteilung ist der dioptrische, die den proximalen erfüllende ist der lichtperzipierende Apparat mit zwei accessorischen Gebilden des Auges. Beide Abteilungen sind durch das von KROHN entdeckte Septum getrennt, dessen Existenz BÜTSCHLI (5) mit Unrecht anzweifelt.

Den dioptrischen Apparat stellt ein Gebilde dar, das allgemein als Linse bezeichnet wird und dem wohl auch die mit dieser Bezeichnung vindizierte Funktion zukommt. Auf Längsschnitten durch ein Pectinidenauge, welche genau in der Ebene der Axe des Organes liegen, zeigt sich die Linse von bikonvexer Gestalt (Fig. 37, 38, 39 *b*), wie das alle Autoren angeben, mit Ausnahme von KEFERSTEIN (27), der sie von kugeliger Form gesehen haben will. Die Fläche, welche der inneren Pellucidaschicht anliegt, ist wenig, diejenige, welche auf dem Septum aufruht, ist stark gewölbt. Diese Verhältnisse sind namentlich deutlich ausgeprägt bei Pecten opercularis und pusio (Fig. 39 *l*), wo die distale Fläche fast platt ist; bei Pecten flexuosus sind distale und proximale Wölbung fast völlig übereinstimmend (Fig. 37 *l*); die übrigen Arten halten zwischen beiden Extremen die Mitte (Fig. 38 *l*). Der größere Durchmesser liegt in der lateralen Axe des Augenstieles, der kleinere in dessen longitudinaler. Wenn man in einer Schnittserie die Linse vom Moment ihres Auftretens bis zu dem ihres Verschwindens genau verfolgt, so findet man, daß zunächst die der inneren Pellucidaschicht anliegende Portion erscheint, erst später die proximale gewölbtere, und daß erstere auch zuletzt verschwindet. Es nimmt dieser Teil ungefähr das distale Viertel

für sich in Anspruch, und es zeigt sich somit, daß die Seiten der Linse an ihrer distalen Fläche überstehen. Sie hat daher ungefähr das Aussehen eines mit breitem Deckel bedeckten Topfes. An frischen Präparaten, namentlich von Pecten Jacobaeus, vorausgesetzt, daß man jeden Druck vermeidet, bestätigt sich dieses Ergebnis der Schnittbilder; die Abbildung, welche PATTEN von der Linse von Pecten opercularis giebt (Taf. 29, Fig. 23 *lc*) entspricht daher hinsichtlich der dargestellten Form vollständig dem thatsächlichen Verhalten, und zwar für alle von mir untersuchten Arten. Die Linse besteht aus sehr zahlreichen Zellen von einer im allgemeinen polyedrischen Gestalt, die an der proximalen Fläche in vielen Fällen einer mehr langgestreckten Platz gemacht hat, ein Verhalten, das in seinen wesentlichen Punkten schon von HICKSON (25) ziemlich richtig dargestellt wurde. Das Plasma der Linsenzellen ist ungemein dicht granuliert und färbt sich, besonders mit Eosin, sehr intensiv. Der Kern, der nicht an allen Zellen eines Schnittbildes zu sehen ist, aber allgemein vorkommt, ist klein, liegt zentral oder exzentrisch und ist in letzterem Falle häufig in eine Ecke der Zelle gerückt (Fig. 37, 38, 39 *l*). Die Zellen sind membranlos, zeigen sich aber im konservierten Präparat, namentlich nach Fixierung in Sublimat, scharf konturiert.

Eine die Linse umhüllende Membran kommt nicht vor; davon kann man sich an frischen, mazerierten und konservierten Präparaten unzweifelhaft überzeugen. Ich befinde mich hier in Übereinstimmung mit HENSEN (22), HICKSON (25) und anscheinend auch mit CARRIÈRE (6), der das Vorhandensein einer Membran nicht angiebt, im Widerspruche aber wiederum mit PATTEN (32). Letzterer Autor schildert die Verhältnisse folgendermaßen (pg. 581 l. c.): „By isolating the lens, this part (die Außenfläche, d. h. die der inneren Pellucidaschicht anliegende) is seen to project as a ragged membrane, composed of fibres continuous with those of the connective tissue capsule. This membrane will be called the suspensory ligament. The outer surface of the lens is covered with two sets of fibres, most conveniently observed in the isolated cornea, or on the surface of the lens, to either of which they may remain attached. They form a layer of strong circular fibres, concentrically arranged, and superimposed by a smaller number of radiating ones extending from the periphery of the lens to the centre, toward which they gradually diminish in size. In cross sections the circular fibres of the lens appear as a row of dots, forming a sharp demarkation of the outer sur-

face of the lens. The inner surface of the lens is sparingly supplied whit branching fibres, which in Pecten opercularis accumulate near the centre to form a fibrous mass containing an occasionel nucleus, and connecting the lens with the septal membrane.“ Dieses innere Ligament soll bei Pecten Jacobaeus nicht zu finden sein. Ich habe die PATTEN'sche Schilderung vollständig angeführt, weil eine auszugsweise Wiedergabe derselben nicht gut ausführbar war; die Angaben aber zu bestätigen, bin ich nicht in der Lage. Das innere Ligamentum suspensorium, das er hier gesehen haben will und welches die Linse mit dem Septum verbinden soll, existiert in Wirklichkeit nicht. Das, was PATTEN in Fig. 23 Taf. 29 l. c. bei *ll* und *y* als solches abbildet, ist nichts anderes als ein Fetzen dieses Septum selber, das mit der Linse verklebt war und bei der Isolation teilweise mit herausgerissen wurde. Das äußere Ligamentum suspensorium ist ebenfalls nicht existent; PATTEN hat hier einen der Linse anhaftenden Teil der inneren Pellucidaschicht als ein selbständiges Gebilde genommen. Und endlich sind die radiären und zirkulären Fasern als Kunstprodukte aufzufassen, wahrscheinlich feinste Risse in der Linse, welche durch die verschiedenen, teils mazerierenden, teils konservierenden, Reagentien hervorgerufen wurden.

Im konservierten Objekte füllt die Linse die distale Hälfte der Augenblase nicht aus, sondern läßt zu beiden Seiten, also an der äußeren und inneren Seite, je einen abgerundet dreieckigen Raum frei, dessen Basis dem Epithel zu, dessen Spitze an der proximalen Linsenkurvatur liegt (Fig. 37, 38, 39). Da, wo die Linse vom Septum etwas abgehoben ist, kommunizieren beide Räume miteinander (Fig. 37), ein Verhältnis, das insofern wohl der Wirklichkeit entsprechen wird, als hier offenbar ein einfacher Blutsinus vorhanden ist. Man findet nämlich in diesen Dreiecken bald mehr, bald weniger zahlreich Blutkörperchen (Fig. 37, 38, 39, 42 *sa*), wie dies CARRIÈRE (6) und PATTEN (32) bereits richtig erkannt haben, welche durch ein Gefäß hierher geschafft werden, das, an der Außenfläche der Augenblase verlaufend, seitlich von dem Septum in den distalen Abschnitt des Auges tritt. Ich habe nur ein derartiges Gefäß wahrnehmen können; an der inneren Fläche fand sich keines. (In Fig. 42 *ar* sieht man den Schrägschnitt dieses Gefäßes.)

Zwischen distaler und proximaler Hälfte der Augenblase findet sich das von KROHN (28) entdeckte und von allen späteren Beobachtern, mit Ausnahme von BÜTSCHLI (5), bestätigte Septum

(Fig. 37, 38, 42 *s*). Nach meinen Erfahrungen, die an konservierten und mazerierten Augen gewonnen wurden, ist dasselbe eine strukturlose, dünne Membran, welche da, wo die proximale Linsenkurvatur ihr aufliegt, also in der Medianebene, eine leichte Verdickung erkennen läßt (Fig. 37 *s*). Man sieht dies besonders deutlich bei Pecten flexuosus und opercularis, weniger gut bei den übrigen Arten. Kerne im Septum, wie CARRIÈRE (6), oder eine zellige Zusammensetzung desselben, wie PATTEN (32), habe ich nie gesehen. Was die rückwärtsige, d. h. proximale Fortsetzung dieses Septum anlangt, so schließe ich mich vollständig an PATTEN an, der einen direkten Zusammenhang desselben mit der die Augenblase umhüllenden Bindegewebskapsel konstatiert hat. CARRIÈRE's Angabe, daß das Septum in die Pigmenthaut des Auges sich fortsetzt, kann ich nicht bestätigen.

Die proximale Augenhälfte wird von drei Schichten gebildet, die als Retina, Tapetum und Pigmenthaut bezeichnet werden und von denen letztere die am meisten stielwärts gelegene ist.

Die Struktur der Retina, die als das lichtempfindliche Gebilde natürlich ganz besonderes Interesse beansprucht, ist bis in die neueste Zeit vollständig verkannt worden, erst durch die sorgfältige histiologische Analyse PATTEN's sind wir mit den thatsächlichen Verhältnissen vertraut geworden. Wenn auch HENSEN (22) in seiner Darstellung vielfach der Wahrheit nahe kam, so ist es doch PATTEN's (32) unbestreitbares und nicht zu unterschätzendes Verdienst, der erste gewesen zu sein, welcher in den hinsichtlich dieses Gebildes herrschenden Wirrwarr der Meinungen Ordnung gebracht hat. Wenn ich auch in manchen Punkten von ihm abweiche, in dem, was ich als das Hauptergebnis seiner sorgfältigen Untersuchungen betrachte, in der Erkennung der sogenannten ersten Zellschicht von HENSEN als einer Schicht von Ganglienzellen und in der Erkennung der wahren Bedeutung der Kerne, welche in den sogenannten Rand- oder Seitenwülsten liegen, dem fraglichen Ringganglion von CARRIÈRE, stimme ich ihm vollständig zu.

Der Fehler, der von allen früheren Beobachtern gemacht wurde, war die ausschließliche Untersuchung von Schnittpräparaten, die, so wichtig das Studium derselben für die Eruierung der Lagerungsverhältnisse und des Zusammenhanges der Elemente ist, von der intimeren Retinastruktur ganz falsche Vorstellungen geben. Durch Anwendung von Mazerationen gelang es daher PATTEN leicht, das Faktische zu finden. Ich habe seine Methoden

nachgemacht, ziehe jedoch allen den komplizierten Behandlungen eine mehrwöchentliche Mazeration in MÜLLER'scher Lösung vor. Am besten aber hat sich mir eine Präparationsweise bewährt, welche die alten Histiologen mit Vorliebe verwendeten: das Zerzupfen gehärteter Objekte. Ich habe die teils in Sublimat, teils in Pikrinschwefelsäure fixierten und in Alkohol gehärteten Augen mit Pikrokarmin während 24 Stunden in toto gefärbt und dann, nach einigem Auswaschen in angesäuertem Wasser, in verdünntem oder reinem Glycerin zerzupft. Mangel an Material darf man dabei allerdings nicht haben, denn ungefähr unter 20 Präparaten — je eine Retina zu einem Präparate verwendet — gelingt höchstens eines.

Auf Längsschnitten durch ein Pectinidenauge erkennt man an der Retina drei Schichten, die vom Septum proximalwärts in folgender Reihenfolge liegen: 1. Schicht der Ganglienzellen (HENSEN's erste Zellschicht, spindelförmige Zellen von CARRIÈRE, äußere Ganglienzellenschicht PATTEN) [Fig. 37, 38, 39, 41, 42 *gz*], 2. Schicht der Stäbchenzellen (zweite Zellschicht HENSEN, Stäbchenzellen CARRIÈRE, Retinophoren PATTEN) [dieselben Figuren *bc*] und 3. Schicht der Stäbchen (von allen Autoren ebenfalls so bezeichnet [*bac*]).

Gleich PATTEN will ich zuerst die Elemente der zweiten Schicht, die Stäbchenzellen, beschreiben.

Wie Schnittserien lehren und wie von allen neueren Bearbeitern des Pectinidenauges ganz korrekt angegeben wurde, sind die Stäbchenzellen Gebilde, deren basaler Abschnitt in der Längsaxe des Auges liegt, während der Rest in einem mehr oder weniger stumpfen Winkel nach den Seiten abbiegt. Und zwar ist die Anordnung so (Fig. 37—41 *bc*), daß genau die eine Hälfte der Stäbchenzellen mit ihrem distalen Abschnitt nach der einen, die andere nach der anderen Seite abbiegt. Von oben, d. h. von der Pellucidaseite her betrachtet, stellen also die seitlich abgebogenen Teile der Stäbchenzellen eine in der Mitte leicht vertiefte linsenförmige Fläche dar, in deren beiden spitzen Enden die Enden der Stäbchenzellen liegen. Die Biegung, welche die Stäbchenzellen besitzen, ist in der Mitte der Netzhaut eine stumpfwinklige (Fig. 43 *a, c*, Fig. 44), sie rundet sich nach den Seiten allmählich ab und ist in den Randpartieen fast halbzirkelförmig (Fig. 42), wie dies schon PATTEN hervorgehoben hat. Im basalen Teile, da also, wo die Stäbchen sich ansetzen, liegen zahlreiche kernähnliche Gebilde (Fig. 41, 42 *gzs*), bisher stets als die Kerne der Stäbchenzellen gedeutet; im distalen Ende, an der Umbiegungsstelle sieht man

ebenfalls zahlreiche, teils oblonge, teils runde Kerne (Fig. 41, 42 *nucl*), welche CARRIÈRE vielleicht als Ringganglion betrachten zu können glaubte, während HENSEN keine Deutung giebt. So viel und nicht mehr lehren Schnittpräparate.

An Zupfpräparaten, die in der oben angegebenen Weise hergestellt wurden, erkennt man nun folgendes (Fig. 43, 44):

Die Stäbchenzellen (Fig. 43 *a, c*, *bc*, Fig. 44) sind membranlose, zart granulierte Gebilde von außerordentlich langgestreckter Form. Am breitesten an ihrem basalen, das Stäbchen tragenden Ende verschmälern sie sich immer mehr und gehen ununterbrochen in den Nervenendfaden über (Fig. 44). Im schmalen, seitlich abgebogenen Teile, dicht vor dem Übergang zum Nerven enthalten sie einen ovalen oder runden Kern (Fig. 43 *a*, *c* und Fig. 44 *nucl*), in welchem ich wohl einzelne Körnungen, nie aber das von PATTEN erwähnte Kernkörperchen gesehen habe. In der Axe dieser Zellen (Fig. 43 *a*, 44 *cc*) verläuft, wie man bei ZEISS 3 F erkennt, ein feiner Faden leicht gewellt, der sich seitlich so dicht an den Kern anlegt, daß er erst jenseits desselben wieder gesehen werden kann. Bei Anwendung einer guten homogenen Immersion, namentlich eines neuen ZEISS'schen apochromatischen Objektives in Verbindung mit dem apochromatischen Okular 8[1]), und bei mittlerer Blendung am ABBE, also bei circa 1000 facher Vergrößerung, erkannte ich, daß dieser Faden keineswegs ein solides Gebilde ist. Vielmehr durchzieht die Stäbchenzelle in ihrer Ausdehnung ein feiner Kanal, der Zentralkanal, und erst in diesem liegt ein Faden, der die unmittelbare Fortsetzung des zur Stäbchenzelle tretenden Nervenfadens ist (Fig. 43 *c* bei *ci*). Die Anwesenheit dieses Zentralkanals ist PATTEN entgangen; er zeichnet zwar in Fig. 20 l. c. den Zentralfaden sehr breit, doch hält er ihn für ein einheitliches Gebilde. Je schmaler die Stäbchenzelle wird, um so schmaler wird auch der Zentralkanal, um dann jenseits des Kernes mit der Zelle aufzuhören. Hier ist dann nur noch der feine, stets variköse Nervenfaden vorhanden (Fig. 43 *a* bei *n*, Fig. 44 *n*). Derselbe zeigt häufig, aber nicht immer, in der Nähe der Zelle eine nicht zu breite, spindelförmige Anschwellung, von PATTEN als ein zweiter Kern gedeutet. Ich kann diese Deutung nicht annehmen, da die

1) Herr Professor MUNK hatte mir mit größter Liebenswürdigkeit dieses seinem Institute gehörige, ganz ausgezeichnete System und Okular zur Verfügung gestellt; auch dafür weiß ich ihm herzlichen Dank.

Kriterien für einen Kern, besonders die Vorliebe für Farbstoffe, fehlen, halte es vielmehr für eine einfache Anschwellung der Faser, die vielleicht artefizieller Natur ist (Fig. 44 *v*). Im basalen Teile der Stäbchenzelle hat Patten noch eine kleine Vakuole wahrgenommen; auch diese Angabe vermag ich nicht zu bestätigen. Wenn Patten dann ferner Stäbchenzellen beschreibt, welche, sonst wie die übrigen gebaut, auf ein schmales Band reduziert sein sollen (er bildet eine solche in Fig. 36 l. c. ab), so ist die Thatsache, daß solche bandartige Stäbchenzellen vorkommen, unbestreitbar, denn auch ich habe sie wiederholt gesehen. Indessen kann ich diese Bilder nicht als den Ausdruck natürlicher Verhältnisse betrachten, sondern meine, daß dieselben lediglich durch Seitenlagerung der betreffenden Stäbchenzellen entstanden sind. Die Stäbchenzellen nämlich haben nur an ihrem basalen Ende cylindrische Gestalt (Fig. 43 *c*, Fig. 44), durch ihre Verschmälerung erhalten sie einen mehr elliptischen Durchschnitt, wodurch die Durchmesser ungleich groß werden, sodaß bei Lageverschiebung der Zellen dieselben auch schmal, bandartig erscheinen können.

Stäbchenzelle liegt dicht an Stäbchenzelle, in der ganzen Ausdehnung vom Eintritt der Nerven bis zum basalen Ende (Fig. 41, 42, 43 *a* bei *bc*); einen zwischen den benachbarten vorhandenen Kanal, den Patten hier gesehen hat, konnte ich nie wahrnehmen, und dies um so weniger, als ich eine solche, ich möchte sagen, einseitige Verbreiterung der Stäbchenzellen, wie Patten es beschreibt und abbildet, nie gefunden habe.

Bestehen somit zwischen den Angaben von Patten und mir im einzelnen manche Differenzen, in der Hauptsache herrscht eine völlige Übereinstimmung, nämlich darin, daß die in den sogenannten Randwülsten der Retina sich findenden Kerne, welche als zu Ganglienzellen gehörig betrachtet wurden, die Kerne der Stäbchenzelle sind und daß die letzteren sowohl an der Außen- wie an der Innenfläche des Auges mit Nervenfasern in direkte Verbindung treten, und zwar je eine Stäbchenzelle mit je einer Nervenfaser.

Das basale Ende der Stäbchenzellen, welches die Stäbchen trägt, hat in allen Farbstoffen eine intensivere Tinktion angenommen als die übrige Zellsubstanz (Fig. 41—44 *m*). Dadurch entsteht eine wellig gebogene, zarte und dunkle Linie (Fig. 42 *m*). Gleich Hensen kann ich hier keine Grenzmembran (Patten) oder Siebmembran (Carrière) sehen, die zwischen Stäbchenzellen und Stäbchen trennend sich dazwischenschöbe. Was Patten in seiner

bezüglichen Figur 26 l. c. zeichnet, ist ein Querschnitt jenseits der Stäbchenzellen, also der eigentlichen Stäbchenregion entnommen, und was Patten als „terminal membrane“ in diesem zu sehr schematisierten Bilde deutet, ist die äußere, die Stäbchen umhüllende Masse.

Am basalen Teile der Stäbchenzellen finden sich noch eine große Zahl, und zwar genau so viel, wie Stäbchenzellen vorhanden sind, kernähnlicher Gebilde (Fig. 41—44 *gzs*), die früher als die Kerne der Stäbchenzellen betrachtet wurden. Ich muß Patten unbedingt zustimmen, daß dies Kerne von Ganglienzellen (innere Ganglienzellenschicht Patten) sind, welche natürlich nicht in, sondern auf den Stäbchenzellen liegen. Die Möglichkeit der Verwechselung ist namentlich an Schnittpräparaten (Fig. 37—42) darum sehr leicht, weil diese Ganglienzellen, ich will sie sekundäre Ganglienzellen nennen, sehr große Kerne, aber nur so wenig und so zartes Plasma haben, daß letzteres fast nie mit Deutlichkeit wahrgenommen werden konnte (Fig. 43 *c*, *gzs*). Daß wir es hier aber thatsächlich mit Ganglienzellen zu thun haben, lehren Isolationspräparate, in denen man von diesen Gebilden aus zahlreiche, sehr feine und häufig verzweigte Fasern ausgehen sieht, die sich mit den Fasern, welche von der eigentlichen Ganglienzellenschicht stammen, zu einem Geflecht vereinigen (Fig. 43 *c*).

Seitlich von den Stäbchenzellen finden sich ähnlich gebaute Zellen, die von jenen zunächst dadurch unterschieden sind, daß sie keine Stäbchen tragen. Diese bilden die beiden sogenannten Seiten- oder Randwülste der Netzhaut und werden gegen die Eintrittsstellen des inneren Nerven immer kleiner (Fig. 41, 42 *nz*). Sie weichen ferner von den Stäbchenzellen darin ab, daß ihr Kern ausnahmslos basal sich findet und daß auf ihnen keine sekundären Ganglienzellen aufliegen. Ob sie mit Nervenfasern in Verbindnng stehen, konnte ich nicht entscheiden. Bedeutend kürzer also als die Stäbchenzellen und von denselben sich scharf unterscheidend, sind sie doch diesen homologe Gebilde. Die überaus komplizierten Verhältnisse, die Patten hier fand, dies Gewirr angeblich nervöser Fäserchen und die große Zahl derartiger Zellen konnte ich weder an Zupf-, noch Schnittpräparaten bestätigen, welcher Methode ich mich auch bediente. Ich vermute, daß bei Patten die Anwendung heißer Chromsäure hieran Schuld hat und daß demnach das, was jener Autor hier gesehen, lediglich artefizieller Natur ist. Einen Zusammenhang, beziehentlich einen Übergang dieses Teiles der Netzhaut in die Pigmenthaut, wie ihn Patten und

Bütschli angeben, habe ich ebenfalls gesehen. Man kann ganz gut, namentlich bei Pecten pusio, erkennen, wie die Zellen der Pigmentschicht unter Verlust ihres Pigmentes sich in die Nebenzellen der Retina fortsetzen, ein Verhältnis, das übrigens nach den Angaben Patten's auch ontogenetisch beglaubigt ist. Eine andere Frage ist, welche Bedeutung diese Nebenzellen haben. Hensen (22), der dieselben zuerst gesehen hat, glaubt, daß sie eventuell als Ersatzmaterial beim Wachstum des Auges verwendet würden. Ob das zutrifft, kann ich nicht sagen; ich enthalte mich hier jeder Deutung des Befundes.

Die Stäbchen (Fig. 37—43 *bac*) sind cylindrische Gebilde, welche in der Mitte der Netzhaut am längsten sind, nach den Seiten zu kürzer werden und schließlich ganz fehlen (Fig. 41, 42). Sie bilden in ihrer Gesamtheit einen Cylinder mit stielwärts konvexer Kuppe, der das Zentrum der Netzhaut einnimmt, die beiden Seiten aber frei läßt. Äußerst leicht zerstörbar, sodaß sie in Schnitten, namentlich in der Mitte, häufig zerreißen (Fig. 37), was noch durch ihre innige Berührung mit dem Tapetum, wie sie in vivo vorhanden ist, erleichert wird, bestehen sie aus zwei Substanzen, einem mehr oder weniger konisch gestalteten inneren Teile, welcher an Masse weitaus überwiegt, aber nicht die ganze Länge einnimmt, und aus einem umhüllenden Mantel (Fig. 42 *bac*, Fig. 43 *c*, *bac*). Es zeigt sich diese Zusammensetzung darin, daß der Kegel, die eigentliche Stäbchensubstanz, Farbstoffe gar nicht annimmt, während der Mantel sich intensiv färbt (Fig. 42, 43 *c*), auch in Osmium. Ob letzterer aber deswegen eine fettartige Substanz ist, wie Carrière meint, bleibe dahingestellt. Patten beschreibt die Struktur der Stäbchen folgendermaßen: „they consist of a hyaline, refractive cap, or sheath surrounding a pyramidal, axial core filled with a watery, non refractive fluid and, a short distance from the inner end of the rods, terminating in a rounded apex“ (pg. 585). Gerade umgekehrt verhält es sich: die Scheide oder der Mantel des Stäbchens ist schwach, die zentrale Masse ist stark lichtbrechend. Worauf Patten seine Angabe basiert, daß der konische Abschnitt, den er ebenso wie den Mantel des Stäbchens ungefähr so zeichnet, wie ich selber, eine wässerige, nicht lichtbrechende Flüssigkeit sei, ist mir nicht klar geworden; aus seinen Angaben erhellt es wenigstens nicht. Meiner Meinung nach ist der konische Teil der Stäbchen von festweicher Konsistenz, ungefähr wie der Axencylinder markhaltiger Nerverfasern. Genau in der Axe dieser Bestandteile des Stäbchens verläuft der

schon in der Stäbchenzelle gesehene Zentralkanal (Fig. 43 *c—cc*), welcher kurz vor der konvexen Wölbung aufhört; in dem Kanal liegt die Nervenfaser. Die Angaben PATTEN's, wonach hier wiederum sehr verwickelte Verhältnisse sich finden, ein Durchtreten des Zentralfadens durch das Stäbchen, eine Ramifikation des Fadens und eine dadurch bewirkte Verbindung des letzteren mit dem der Nachbarstäbchen einer- und mit den von der Ganglienzellenschicht stammenden Nervenfibrillen andrerseits: alles das kommt nicht vor. PATTEN hat hier wiederum durch die Reagentien bewirkte Kunstprodukte als Ausdruck thatsächlicher Verhältnisse genommen. In gut erhaltenen Stäbchen (und dieselben gut zu erhalten, ist nicht leicht, hängt vielfach vom Zufall ab) zeigt sich nur der oben erwähnte Zentralkanal mit dem zentralen Nervenfaden, so endend, wie ich dies beschrieben (Fig. 43 *c*). Häufig brechen die Stäbchen ab und man sieht dann (Fig. 44) den zentralen Faden aus der Stäbchenzelle hervorragen, wie dies schon HENSEN erwähnt (22). Nach den Seitenpartieen nehmen, wie bereits erwähnt, die Stäbchen an Länge ab. Dies Schicksal trifft auch naturgemäß den Zentralkanal; in den am meisten zur Seite gelegenen 4—5 Stäbchen fehlt letzterer vollständig.

Wir kommen jetzt zur Ganglienzellenschicht (Fig. 37 bis 43 *gz*).

Dieselbe ist von HENSEN (22) und von CARRIÈRE (6) als Schicht der Spindelzellen bezeichnet worden; ihren Charakter als eine doppelte oder mehrfache Lage von Ganglienzellen hat erst PATTEN erkannt, dem ich mich in fast allen Punkten anschließen kann.

Die Schicht besteht bei Pecten opercularis (Fig. 41 *gz*), glaber und Jacobaeus aus zwei, bei Pecten pusio, flexuosus und varius aus drei bis vier Reihen verschiedenartig geformter Zellen; sie ist in der Mitte am dicksten und füllt hier, wie PATTEN das ganz richtig beschrieben hat, die durch das Umbiegen der Stäbchenzellen entstandene napfförmige Vertiefung aus, während sie nach den Seiten zu meistens dünner wird und schließlich nur noch aus einer Lage von Zellen besteht. Meistens, nicht immer; denn bei Pecten flexuosus und opercularis behält sie ihre Mächtigkeit in der ganzen Ausdehnung bei (Fig. 37, 41 *gz*). Es sind die einzelnen Zellen, wenn sie auch in ihren Formen eine unendliche Mannigfaltigkeit darbieten, doch im wesentlichen übereinstimmend. Sie haben ein zartes, schwach granuliertes Plasma, das sich nur wenig färbt und einen zentral gelegenen großen, kreisrunden Kern

enthält (Fig. 43 *a—gc*, 43 *b*), der sich stets intensiv tingiert. Sie sind ausnahmslos multipolar (Fig. 43 *b*), die Fortsätze sind feinste, bisweilen mit kleinen Varikositäten besetzte Fäserchen. Dieselben sind unverzweigt, wenn sie an die Zelle herantreten, ramifizieren sich aber in der wechselvollsten Weise, wenn sie von denselben abgehen (Fig. 43 *a* und *c*, *gz*, *b*). PATTEN unterscheidet drei Typen derselben. Die Zellen des ersten Typus sind groß, stehen mit dem äußeren Nerven in Verbindung und enden auf den Stäbchen; die des zweiten sind unregelmäßig, vereinigen sich zuweilen mit den Nachbarn und enden wie die ersten; die des dritten endlich sind klein, sonst aber mit den wesentlichen Charaktereigenschaften der beiden anderen behaftet. Mir erscheint eine solche Einteilung unnötig, weil die gesamten Zellen dieser Schicht vollständig einander gleichen, abgesehen natürlich von den nebensächlichen Differenzen im äußeren Habitus, und weil sie, vielfach miteinander in direkter Kommunikation stehend, eine physiologische Einheit repräsentieren. Es sei noch erwähnt, daß bei Pecten flexuosus die Zellen, welche die erste Reihe einnehmen, sehr lang sind (Fig. 37 *gz*) und daß bei diesen der Kern fast basal gelegen ist.

Außer diesen kommen noch verstreut hie und da Ganglienzellen in den sogenannten Retinawülsten vor, jedoch nur ganz vereinzelt und sehr spärlich (Fig. 41, 42 *gz*). Ich finde diese zerstreuten Ganglienzellen nur von BÜTSCHLI (5) in der seiner Notiz beigegebenen schematischen Figur gezeichnet. Sie sind von den Zellen der Schicht dadurch unterschieden, daß sie, während diese zum äußeren Nerven gehören, in den Verlauf der Endfibrillen des inneren Nerven eingeschaltet sind.

CARRIÈRE (6) zeichnet in Fig. 81 l. c. von Pecten opercularis eine Lage cylindrischer Zellen dicht unter der Linse gelegen, welche die spindelförmigen Zellen deckt, während PATTEN (32) dieselbe „fibrous layer" benennt. Nach meinen Beobachtungen existiert weder die Zelllage noch die Faserschicht als ein besonders charakterisierter Teil der Retina. Was PATTEN in seinen hierher gehörigen Figuren darstellt, ist darauf zurückzuführen, daß Septum und Nerv etwas von den darunter liegenden Zellen abgezogen sind und daß infolgedessen die sonst verdeckt zu den Zellen tretenden Nervenfibrillen sichtbar geworden sind. Gerade bei Pecten opercularis (Fig. 41 *nn*) ist von der Zelllage CARRIÈRE's nichts zu sehen. Die CARRIÈRE'sche Angabe beruht auf einer völligen Verkennung der Sachlage, wobei es allerdings auffällig ist, daß dieser

Forscher in jeder dieser sogenannten Zellen auch einen Kern zeichnet.

Die Frage, welche nun entsteht, ist die: sind die Zellen der beschriebenen Schicht wirklich Ganglienzellen? Die Antwort muß unbedingt bejahend ausfallen, weil dieselben in direkter Verbindung mit einem Aste des Nervus opticus stehen und weil sie auch sonst alle Kriterien von Ganglienzellen besitzen.

Wir kommen damit zur Frage nach der Innervation der Retina, welche jetzt ihre Erledigung finden soll.

Vom Ringnerven des Mantels geht ein relativ breiter Ast in den Augenstiel (Fig. 39), der, nahe der Außenfläche verlaufend, sich ungefähr in der Höhe des Ursprunges des vorletzten Tentakels (Fig. 39 *x*) in zwei Äste teilt, den äußeren (*noe*) und den inneren Ast (*noi*). Alle Autoren haben diese beiden Äste als vorderen, bezw. hinteren Ast bezeichnet. Dieses vorn und hinten ist im Pecten-Auge eine ganz willkürliche Benennung, die in der Organisation des Tieres keine Begründung findet, denn das, was man hier vorn genannt hat, ist nicht der Vorderseite, das was man hier hinten genannt hat, nicht der Hinterseite entsprechend. Auch die Bezeichnung oberer und unterer Nerv trifft nicht zu, da oben und unten einen anderen morphologischen Sinn haben; in den Augenstielen der oberen, also linken Mantelhälfte verläuft der Nerv an der Ober-, in denen der rechten an der Unterseite. Konstant dagegen ist es, daß der Nervenstamm stets derjenigen Fläche des Stieles genähert liegt, welche nach der Schale, also nach außen gerichtet ist, und konstant ist ferner, daß der Nervenast, welcher an die Ganglienzellenschicht tritt, nach außen, derjenige, welcher in die Stäbchenzellen geht, nach innen liegt. Aus diesen Gründen nenne ich daher jenen den äußeren, diesen den inneren Nerven. Hauptstamm, wie Äste sind von einer zarten, bindegewebigen Hülle umgeben, welche zahlreiche, meist alternierend gestellte Kerne enthält (Fig. 39 *no*). Diese Hülle begleitet beide Äste bis zu ihrer Auflösung in die Fibrillen, geht also beim inneren Nerven (Fig. 39 *noi*), der, ein wenig nach außen von der Axe des Stieles herantretend, den proximalen Pol der Augenblase becherförmig umfaßt, bis zum Eintritt in die Retina, beim äußeren bis etwa in die Medianlinie des Auges (Fig. 37, 41 *noe*). Der äußere Nerv liegt stets unter dem Septum (Fig. 37), nicht aber auf ihm, wie Hensen, Carrière und Patten meinen. Es ist dies besonders deutlich bei Pecten flexuosus und opercularis (Fig. 37). Der dem Septum anliegende Teil der Hülle verschmilzt mit diesem, der der Zellschicht zugewandte hört etwa in der Medianlinie auf, nur bei

P. flexuosus etwas nach innen von derselben, da auch der äußere Nerv hier ein wenig weiter über die Mitte hinausreicht als bei den anderen Arten.

Die Fasern nun des inneren Nerven treten zu beiden Seiten der Retina, also sowohl an der der Außen- wie an der der Innenfläche des Stieles zugekehrten Seite, in den sogenannten Wülsten in die Retina ein (Fig. 41 *noi*), verlaufen hier stets unverzweigt als Zentralfaden im Zentralkanal und enden mit diesem im Stäbchen. Zuweilen sind, wie das schon erwähnt wurde, in den Verlauf einzelner Fibrillen multipolare Ganglienzellen eingeschaltet.

Die Fasern des äußeren Nerven treten zu der Ganglienzellenschicht. Jede zutretende Fibrille ist einfach (Fig. 43 *a—gz*) und zeigt häufig kleine Varikositäten. Die Ganglienzellen, welche miteinander durch zarte Seitenfäserchen in Verbindung stehen, senden nun ihrerseits Fortsätze in großer Zahl aus. Dieselben verzweigen sich in der mannigfachsten Art, verbinden sich mit den Reiserchen, die von den benachbarten Zellen und von den sekundären, auf dem basalen Teile der Stäbchenzellen aufliegenden Ganglienzellen kommen. So bilden sie ein nervöses Flechtwerk (Fig. 43 *c—pl*), welches die Stäbchenzellen umhüllt und sich auf die Stäbchen fortsetzt bis ungefähr zur Mitte derselben, um hier in die Substanz der Stäbchen einzudringen (Fig. 43 *c*). Eine Kommunikation mit dem Zentralfaden des Stäbchens hat in keiner Weise statt, und ich muß die gegenteiligen Angaben PATTEN's, die eine etwas unklare Schilderung noch weit mehr verwickelter Verhältnisse liefern, als irrige bezeichnen. Ebenso kann ich PATTEN nicht beipflichten, wenn er vom äußeren Nerven stammende Fasern ohne Interkurrenz von Ganglienzellen direkt an die Stäbchen treten läßt. Solche direkte Verbindungen sind in dem Gewirr von Fäserchen, das man in guten Schnitten trifft, darum nicht mit Sicherheit zu sehen, weil es schlechterdings zu den Unmöglichkeiten gehört, eine Nervenfibrille von ihrem Abgange vom äußeren Nerven bis zu ihrem definitiven Ende zu verfolgen. Zupfpräparate sind aber hinsichtlich dieses Punktes nicht beweisend, weil die Möglichkeit, daß die zur Nervenfibrille gehörige Ganglienzelle abgerissen sei, sich gar nicht ausschließen läßt. Das Gleiche gilt von folgender Angabe CARRIÈRE's (6): „Die zentralen, fadenförmigen Ausläufer der spindelförmigen Zellen“ (i. e. der Ganglienzellen) „treten besonders scharf in Chromsäure-, weniger in Überosmiumsäure-Präparaten hervor. Indem sie radiär gegen die Schicht der Stäbchenzellen hin aus-

strahlen, schneiden sie die peripheren Stäbchenzellen nahezu unter einem rechten Winkel und sind hier deshalb besser sichtbar als in dem Zentrum der Retina; ohne mit den Stäbchenzellen in Verbindung zu treten, setzen sie sich dicht neben denselben an die Siebmembran an." D. h. also, wenn ich recht verstehe, die Fortsätze der Spindelzellen, deren Zusammenhang mit den Fibrillen des äußeren Nerven Carrière gesehen hat, endigen frei; das ist aber ein Irrtum Carrière's.

Die Innervierungsverhältnisse der Stäbchen sind, wie ich mich auf das unzweideutigste glaube überzeugt zu haben, nur so, wie ich sie geschildert, also: einfacher, zentral verlaufender Nervenendfaden, stammend vom inneren Ast des Nervus opticus, und umspinnendes Nervennetz, stammend vom äußeren Ast durch Vermittlung der Ganglienzellenschicht und der sekundären Ganglienzellen.

Es erübrigt nun noch die Beschreibung des Tapetum (Argentea Patten) und der zelligen Pigmenthaut (Tapetum Patten).

Das Tapetum (Fig. 37, 38, 39 *tap*), welches den herrlichen metallischen Glanz der Pectinidenaugen bedingt, ist eine einfache, aus zahlreichen kleinen Körnern oder Stäbchen bestehende Membran, welche bei durchfallendem Lichte strohgelb, bei auffallendem silberglänzend-iridescierend erscheint. Patten giebt an, daß diese Membran durch eine Modifikation zweier Zellschichten entstehe. Im erwachsenen Tiere habe ich nur eine einfache Membran wahrgenommen; Zweiteilungen derselben schienen mir stets hervorgebracht durch das schneidende Instrument. Das Tapetum liegt in vivo einerseits den Stäbchenenden, andererseits der Pigmenthaut dicht an. Zuweilen, aber nur außerordentlich selten, trifft man in ihm hie und da einen Zellkern.

Die Pigmenthaut (Fig. 37, 38, 39 *ph*) ist eine Membran glatter, kernhaltiger Zellen, welche mit Pigment, das bei den verschiedenen Arten eine verschiedene Farbe hat (dunkelbraunschwarz Pecten glaber, rötlich Pecten flexuosus) dicht erfüllt sind. Sie liegt der Bindesubstanz des Stieles dicht auf, ist in der Mitte am stärksten, wird nach den Seiten zu dünner und geht, wie ich Patten und Bütschli bestätigen kann, direkt, unter Verlust des Pigmentes, in die Nebenzellen der Retina über.

Patten beschreibt noch ein „vitreous network", das als cuticulare Abscheidung des Tapetum entstehen soll „and is homologous with the cuticular rods secreted by the retinophorae". Von der Existenz dieses Maschenwerkes, das im embryonalen Auge vor-

handen sein mag, habe ich im ausgebildeten Auge des erwachsenen Tieres nichts wahrgenommen. Bilder, wie sie PATTEN davon giebt und wie ich sie ebenfalls wiederholt wahrgenommen habe, konnten vor einer eingehenden Kritik nicht bestehen, da sie immer nur an solchen Präparaten sich zeigten, deren ganzes Aussehen auf eine ungewöhnlich starke und gleichzeitig ungleichmäßige Schrumpfung der einzelnen Strukturelemente der betreffenden Augen hindeutete.

Nachdem wir somit die Struktur des Pectenauges kennen gelernt, das, wie HENSEN (22) treffend bemerkt, „zu den merkwürdigsten Objekten gehört, die wir haben“, entstehen natürlich zwei Fragen: erstens, wie funktioniert dieses Organ, beziehungsweise hat es überhaupt den physiologischen Wert eines Auges, und zweitens, wie ist sein von den Augen der Gastropoden und Cephalopoden abweichendes morphologisches Verhalten zu erklären?

Bezüglich der zweiten Frage, woher es komme, daß bei Pecten die Stäbchen, wie im Wirbeltierauge, dem Licht abgewendet und nicht, wie bei den übrigen Mollusken, dem Licht zugewendet sind, hat BÜTSCHLI (5) in neuester Zeit eine Antwort zu geben versucht.

Indem BÜTSCHLI den von ihm anscheinend gleichzeitig mit und offenbar unabhängig von PATTEN gefundenen Zusammenhang der Pigmenthaut mit den Nebenzellen der sogenannten Seitenwülste der Retina in den Vordergrund der Diskussion stellt, welchen Zusammenhang auch ich gesehen habe, konkludiert er folgendermaßen: „Retina und Pigmentschicht bilden zusammen eine geschlossene Augenblase, welche aber von derjenigen der anderen Mollusken wesentlich dadurch unterschieden ist, daß sich nicht ihre hintere, dem zutretenden Licht abgewendete Wand zur lichtempfindlichen Retina entwickelt, sondern umgekehrt ihre vordere, dem Licht zugekehrte Wand. Auf dieser Verschiedenheit beruht denn auch der Grund, warum die Stäbchengebilde der Sehzellen im Auge der Muscheln nicht dem zutretenden Lichtstrahl entgegensehen, sondern von demselben abgewandt sind, wie im Auge der Wirbeltiere“ (p. 5). Die Augen der Mollusken stellen eine für verschiedene Lichteindrücke empfänglich gewordene Partie des die Körperoberfläche bedeckenden Epithels dar. „Wird nun solch lichtempfindliches Epithel durch Einstülpung zu einer geschlossenen Augenblase, so sind die ursprünglich äußeren Enden

der Zellen sämtlich nach dem Zentrum der Blase gerichtet, und da, wie wir sonder Zweifel annehmen dürfen, diese peripherischen Zellenden allein Stäbchen bilden können (die anderen Enden können es schon deshalb nicht, weil sie mit dem zutretenden Nerven in Verbindung stehen), so folgt hieraus, daß die Stäbchen dem Lichte zugewendet sind, wenn die Retina aus der inneren Hälfte der Augenblase hervorgeht, von demselben dagegen abgewendet sind, wenn sie aus der äußeren Hälfte der Blase entsteht" (p. 6). Diese Verschiedenheit in der Bildung der Augen bei Muscheln mit den übrigen Mollusken führt Bütschli auf die Verschiedenheit der Linse der beiden Gruppen zurück. Bei den Muscheln und ähnlich bei den Wirbeltieren bildet sich die Linse außerhalb der Augenblase, „zwischen dieser und der äußeren Körperoberfläche". Darum sind, damit überhaupt ein Bild zustandekommen kann, die Stäbchen dem Lichte abgekehrt. Bei den übrigen Mollusken ist die Linse ein Abscheidungsgebilde, das im Innern des Auges gebildet wird und dort auch definitiv verbleibt. „Wird aber eine Linse innerhalb der geschlossenen Augenblase gebildet, so bleibt keine andere Möglichkeit, als daß die hintere Hälfte der Blase Retina wird und die Stäbchen der Linse zugekehrt sind."

Souverän für die Entscheidung dieser interessanten und wichtigen Frage, welche durch die oben angeführten Auseinandersetzungen Bütschli's in einer ganz neuen Belichtung erscheint, ist die Entwickelungsgeschichte. Soweit ich die Litteratur übersehe, liegen Angaben über die Entwickelung des Pecten-Auges bisher nur von Patten (32) vor. Aus denselben (p. 598—605 l. c.) geht zunächst hervor, daß sich die Linse in der That, wie Bütschli annimmt, außerhalb der geschlossenen Augenblase, zwischen ihr und der Pellucida, entwickelt.. Dann aber folgt aus den Patten'schen Beobachtungen, daß die Augen der Muscheln und der höheren Mollusken nur analog, nicht aber auch homolog gleichwertige Gebilde sind. Augen, wie sie permanent sind bei Haliotis und Patella (Fraisse, 8), wie sie sich bei den Pulmonaten entwickeln (Rabl 33), also Einstülpungen sensu strictiori, kommen bei Pecten nur vorübergehend vor. Es sind dies die „transitory pigmented cups" Pattens, die diesem Autor zufolge nach außen von den bleibenden Augen sich finden; diese letzteren selber aber entstehen auf einer knopfförmigen Hervorwölbung des Körperepithels, ohne eigentliche Einstülpungen zu sein. Jene „transitory pigmented cups" sind die wahren Homologa der invaginierten Augen der übrigen Mollusken und sind als eine vom gemeinsamen Vor-

fahr, dem „Urmollusk“, ererbte Anlage zu betrachten. Daß sich diese Anlage nicht zum bleibenden und funktionierenden Organe entwickeln konnte, das erhellt aus physiologischen Gründen, denn solche Augen, überragt von den Mantelrandfäden und verdeckt durch die Schale, hätten niemals in Funktion treten können, sie wären buchstäblich im Schatten geblieben.

Fällt aber somit die Homologie zwischen den Augen der Muscheln und denen der übrigen Mollusken fort, dann hat auch die Bütschli'sche Deduktion das Pectenauge dem morphologischen Verständnis nicht näher gebracht; dies Organ bleibt nach wie vor ein histiologisches und morphologisches Unikum. Es hat daher auch wenig Zweck, die einzelnen Teile des Pectenauges mit den gleichen des Schneckenauges in Vergleichung zu ziehen, wie dies besonders Patten thut, denn daß funktionell gleichwertige Gebilde, mögen dieselben auch morphologisch noch so ungleichwertig sein, histiologisch ähnliche Bestandteile besitzen, hat nichts Auffälliges; das ist meines Erachtens als eine allgemeine Grundthatsache der Biologie zu betrachten.

Rätselhaft und unerklärt war und blieb bisher die Multiplizität der Augen bei den Pectiniden. Indem ich mich zu dem Versuche wende, dieses Rätsel zu lösen, gebe ich zugleich die Antwort auf die erste Frage: „welchen physiologischen Wert haben die fraglichen Organe der Pectiniden und sind sie wirklich als Augen zu betrachten?

Zunächst aber muß ich mich mit Patten auseinandersetzen, welcher in dem gleichen Streben zu einem ganz anderen Resultat kommt wie ich.

Patten sagt, daß die Augen von Pecten, Arca, Onchidium und Chiton, welche letzteren drei Arten uns hier nicht näher interessieren, „are highly developed heliophags or organs for the absorption of energy from the sunlight“. Er fährt dann fort: „the more light concentrated upon the energy — receiving surface, the more benefit the animal would derive from the light. An increase in the number of these organs would also be a great benefit, provided the animals were nocturnal, or lived in dark places.“ Da nun bei der Annahme, daß die fraglichen Organe bei Pecten nur Augen sind, eine Erklärung ihrer großen Zahl seiner Ansicht nach unmöglich ist, so muß ihre noch daneben vorhandene Funktion die der Lichtabsorption sein. „A heliophag absorbs light energy, and therefore the most perfect forms have

lenses or refractive bodies for concentrating the light, or are constructed in the most advantageous way for its reception; but these are just the conditions, that an eye has to fulfil, so that the most perfect heliophag could at the same time be an eye" (pg. 661, Kap. III, l. c.). Für diese überraschende Anschauung bringt PATTEN im Kap. VI, betitelt: „Theoretical remarks concerning the origin and function of sense organs and of animal pigment" theoretische Beläge. An den wunderlichen Satz: „as soon as indifferent cell absorbs more energy than is necessary for its own vital processes, it becomes a dynamophagous, or sense cell" (pg. 706 l. c.) knüpft er eine Reihe meines Erachtens so unklarer und verworrener Schlußfolgerungen, daß es ein schweres Stück Arbeit ist, sich durch dieses Kapitel hindurchzuwinden. Elementarste physiologische Grundsätze wie: „a sense organ is a collection of cells for the reception of energy" (pg. 705) druckt er gesperrt, als wenn das neueste Errungenschaften auf einem noch gar nicht bearbeiteten Gebiet wären. Indem er dann zu dem Ausspruch gelangt: „that pigment is the receptacle of the beneficial effects of the sunlight upon animal organismus" (auch wieder eine alte Neuigkeit, nur in sehr sonderbarem Gewande), wobei Pigment nach jeder Richtung hin gleichwertig sein soll mit Chlorophyll, sind für ihn pigmentierte Zellen — Heliophagen. Da nun von Pigmentzellen einfachster Natur bis zum höchst entwickelten Auge nur graduelle Unterschiede sind, so sind Augen komplizierter Struktur nur hochentwickelte Heliophagen.

Und so geht das weiter in derselben Weise, in der Entdeckung alter Wahrheiten und in der Verkennung derselben, in falscher Verwertung neuer Befunde und in neuer Verwertung falscher Befunde. Ich verzichte darauf, den Gedankengang des Autors noch weiter zu verfolgen und muß es dem Leser überlassen, bei Durchsehen der PATTEN'schen Publikation sich mit dessen Anschauungen bekannt zu machen.

Nur eines Passus aus dieser PATTEN'schen Deduktion sei hier noch gedacht. Es heißt auf Seite 725 im dritten Alinea: „In Pecten the rods are reversed, and it is therefore impossible for the retinophorae to act as reflectors; therefore a single but large, cellular reflector, the argentea, is formed back of the rods. In this case, the argentea has become so perfectly developed in its reflective powers and curvature that rays of light, forming inverted images upon the rods, are perfectly reflected by the argentea and again brought to a focus so as to form a second image upon the

first.“ Er erwähnt dann (pg. 726) einen von ihm angestellten, noch zu besprechenden Versuch, wonach auf dem Tapetum (Argentea) ebenfalls von der Linse ein Bild entworfen wird, und meint dann endlich: „since the rods are parallel with each other, all the incident and reflected rays would also be parallel, and neither an incident, nor a reflected image could be formed.“ Das auf dem Tapetum erzeugte zweite Bildchen wird reflektiert und dadurch wird das Sehen bewirkt; wenigstens fasse ich den auf den citierten folgenden Satz in dem Sinne auf.

Diese citierten und referierten Sätze enthalten ganz unklare und falsche Vorstellungen von dem Akte des Sehens und der Funktion des Tapetum. Angenommen, dasselbe fehlte im Auge der Pectiniden, wie es ja auch bei sehr vielen Vertebraten fehlt, dann gingen die Lichtstrahlen aus den Stäbchen, wo sie nicht enden können, ins Pigmentstratum und würden hier absorbiert. Ganz wie bei Wirbeltieren. Eine Reflexion des in die Stäbchen einfallenden Lichtes ist gar nicht unbedingt notwendig, denn das Durcheilen des Lichtstrahles allein setzt schon die Stäbchen in diejenige Erregung, die als Licht empfunden wird. Findet aber eine Reflexion statt, so kann dieselbe nur durch stark lichtbrechende Gebilde bewirkt werden, also wiederum nur durch die Stäbchen, niemals aber durch die Stäbchenzellen, die als Träger der Stäbchen und Führer der Nervenfasern dem physiologischen Sehakte gegenüber sich völlig indifferent verhalten. Das sind ganz elementare physiologische Thatsachen, und es ist bedauerlich, daß Patten seine tüchtige Arbeit durch Mißachtung dieser elementaren Thatsachen stellenweise fast ungenießbar gemacht hat. Das Tapetum (Argentea) hat mit dem Sehakte als solchem zunächst gar nichts zu thun, d. h. niemals werden Tiere mit Tapetum das in diesem durch die von einem Körper ausgehenden Lichtstrahlen, sondern immer nur das in der Retina erzeugte Bild sehen können. Die physiologische Dignität des Tapetum ist eine andere, als Patten annimmt. Die Lichtstrahlen durcheilen die Stäbchen und fallen auf das Tapetum. Von diesem werden sie reflektiert und gehen auf demselben Wege durch die Stäbchen zurück. Hierdurch werden in letzteren stehende Wellen erzeugt, vorausgesetzt, daß die reflektierten Strahlen den einfallenden parallel sind; nichtparallele Strahlen fallen seitlich an die Stäbchen und kommen gar nicht zur Perzeption. Der Parallelismus der einfallenden und reflektierten Strahlen ist also notwendig, nicht aber, wie Patten meint, schädlich. Die Re-

flexion des Lichtes durch das Tapetum verstärkt demnach die einzelnen Erregungen im Stäbchen, bewirkt also eine Wahrnehmung von Licht da, wo solche bei Tieren mit Augen ohne Tapetum nicht mehr möglich ist. (Man denke nur an die Scharfsichtigkeit der des Nachts auf Raub ausgehenden Tiere.) Das Tapetum vermehrt demnach die Möglichkeit der Lichtwahrnehmung, ist aber zum Sehen nicht erforderlich. Ja, diese vermehrten Lichtmassen in der Retina sind eher geeignet, namentlich bei intensivem Licht, die Deutlichkeit des Bildes zu schwächen (daher die enge Pupille aller Felinen am Tage). All das aber sind ebenfalls elementarste, physiologische Thatsachen, welche Patten von seiner völlig verfehlten Theorie hätten abschrecken sollen.

Die Frage, welche Rolle die Pigmenthaut spielt, ist dahin zu beantworten, daß sie wahrscheinlich wie im Wirbeltierauge als Absorbens überflüssigen Lichtes dienen wird. Solchen Lichtes indessen nicht, das durch die Pellucida auf die Stäbchen fällt — dieses kann infolge der optischen Undurchlässigkeit des Tapetum nicht bis zur Pigmenthaut dringen —, sondern solchen Lichtes, das seitlich auf den Stiel fällt. Die Pigmenthaut beginnt, wie man sich aus meiner Schilderung erinnern wird (Fig. 37, 38, 39) da, wo der Pigmentmantel aufhört. So wie letzterer die seitlich auf den Augenstiel fallenden Lichtstrahlen abblendet, so wird es auch die Pigmenthaut thun; beide Gebilde stehen also in physiologischer Korrelation.

Mit diesen Auseinandersetzungen fällt aber auch die Beweiskraft des Patten'schen Versuches in sich zusammen. Der Versuch ist folgender (pg. 570—574 l. c.): Ein frisch abgeschnittenes Auge wurde in aufrechter Stellung unter das Mikroskop gebracht, zwischen Objektiv und Auge eine Nadel gehalten und nun konnte Patten auf der Retina ein durch die dioptrische Wirkung der Linse hervorgebrachtes umgekehrtes Bild der Nadel und bei tiefer Tubusstellung auch ein zweites auf dem Tapetum sehen. Das erinnert an den bekannten Gottsche'schen Versuch verflossenen Angedenkens, durch den die Müller'sche Theorie vom musivischen Sehen gestürzt werden sollte. Indessen für den physiologischen Akt des Sehens beweist der Patten'sche Versuch nichts, aber auch gar nichts. Es mögen hier zum Teil die Worte Platz finden, mit denen Boll (2) die Bedeutungslosigkeit des Gottsche'schen Versuches für die Theorie des musivischen Sehens im Facettenauge der Insekten unwiderleglich dargethan hat, weil diese Worte

auch auf den PATTEN'schen Versuch, der das Zustandekommen des Sehaktes aus der Retina heraus in ein physiologisch accessorisches Gebilde verlegen will, ihre volle Giltigkeit haben: „Wenn man sich einmal von der Vorstellung losgemacht hat, daß die von dem optischen Apparat des Auges nach physikalischen Gesetzen entworfenen Bilder stets auch physiologisch sein, d. h. stets auch als solche gesehen werden müssen, und das Problem etc." PATTEN hat sich von einer solchen Vorstellung aber nicht frei gemacht, er hat das ganz naturgemäß von der Linse nach physikalischen Bedingungen, zufolge der Durchlässigkeit der Stäbchen auch auf dem Tapetum entworfene umgekehrte Bild für ein physiologisch wahrnehmbares gehalten, er hat geglaubt, daß auf dem Tapetum das Bild erzeugt und von hier durch die Stäbchen hindurch reflektiert und daß dieses reflektierte Bild gesehen werde. Durch diese Konfundierung der Begriffe, durch die Verwechselung des physiologischen Sehens mit den physikalischen Eigenschaften der Augenmedien, ist, wie mir scheint, PATTEN zu seiner durchaus unhaltbaren Theorie von der Heliophagie gelangt.

Nur in einem Punkte ist der physiologisch sonst wertlose PATTEN'sche Versuch wichtig, nämlich bezüglich der Auffassung der physiologischen Bedeutung der Pellucida. Dieser Versuch beweist, daß die sogenannte Cornea des Pectenauges keine Cornea ist, d. h. daß sie nicht das erste brechende Medium des Auges darstellt, sondern für den Akt des Sehens nur zufolge ihrer hyalinen Beschaffenheit von Wichtigkeit ist. Ist diese Schicht aber keine Cornea, so darf man sie auch nicht so benennen; der indifferente Name, den HENSEN vorgeschlagen, ist daher entschieden vorzuziehen.

Von Heliophagie, einem ganz unklaren Begriffe, kann demnach gar keine Rede sein, und der Versuch, daraufhin die Multiplizität der Augen zu erklären, ist entschieden mißglückt.

Wir müssen also einen anderen Weg der Erklärung suchen.

Da fragen wir denn zunächst: sehen die Muscheln überhaupt? Ob sie in dem Sinne sehen können, wie wir den Akt gewöhnlich verstehen, ob sie also außer der Lichtdifferenz auch eine klare Vorstellung von der äußeren Form der Gegenstände, welche sich in ihrem Gesichtskreis befinden, haben, darüber werden wir wohl nie Aufschluß erlangen können. Daß sie aber ein deutliches Wahrnehmungsvermögen für hell und dunkel besitzen, das geht aus folgenden Versuchen hervor.

In einem der mir in Neapel von der Verwaltung der zoologischen Station zur Verfügung gestellten Aquarien hatte sich ein kleines Exemplar von Pecten varius an einer der senkrechten Glaswände in der Mitte der Höhe des Wassers so befestigt, daß es mit der Rundung der Schalen nach aufwärts gerichtet war, also in die Höhe sah. Während der ganzen Dauer meiner Anwesenheit in der Station behielt das Tier diese Haltung bei und ich konnte daher fast täglich an ihm die folgend beschriebenen Beobachtungen anstellen, die immer und ausnahmslos dasselbe Resultat hatten.

Führte ich meine Hand außerhalb des Wassers, also in sehr beträchtlicher Entfernung, langsam an die Muschel heran, so schloß dieselbe augenblicklich ihre Schalen, sowie der Schatten der Hand auf sie fiel. Nach kurzer Zeit öffnete sie sich wieder. Und jedes Mal, wann das Experiment ausgeführt wurde, war der Erfolg der nämliche. Die Zeit, welche zwischen Schluß und Wiederöffnung der Schalen verstrich, war stets eine kurze. Bei sehr häufiger Wiederholung aber ließ das Tier die Schalen schließlich sehr lange Zeit, oft über Stunden hinaus, zu, woraus ich schloß, daß der schnelle Wechsel von Belichtung und Beschattung die Muschel in einen Reizzustand versetzt hatte, den man vielleicht als „Beängstigung“ deuten kann. Nachdem sich das Tier wieder „beruhigt“ und die Schalen geöffnet hatte, erfolgte bei neuer Beschattung der sofortige Schluß derselben. Hielt ich die Hand nun über der Muschel, beschattete ich sie also dauernd, dann geschah folgendes. Sowie das Tier die Schalen öffnete und den Schatten wahrnahm, schloß es sich sofort, und dieser Wechsel von Öffnen und Schließen dauerte einige Zeit, bis endlich, wahrscheinlich wieder infolge der verursachten Beunruhigung, der Schluß ein dauernder blieb. Dabei glaubte ich zu bemerken, daß bei der andauernden Beschattung der Öffnungswinkel der Schalen nach und nach ein geringerer wurde, als er vor dem jedesmaligen Schluß gewesen war.

Wählte ich statt der Hand einen anderen Schatten verursachenden Gegenstand, so war die Reaktion stets die nämliche, sofern nur der betreffende Gegenstand mindestens so breit war, wie die Öffnung der Schalen, und eine solche Ausdehnung besaß, daß eine größere Zahl von Augen durch ihn in Thätigkeit versetzt werden konnte. Entsprach er aber diesem Erfordernis nicht, so war, je nach seiner Beschaffenheit, der durch ihn bewirkte Effekt

ein verschiedener. Beschattete er eine größere Zahl von Augen, hatte aber nur etwa den Durchmesser des einen Mantelrandes, so war ein Effekt nur dann zu erzielen, wenn er auch über die Augen der anderen Seite (NB. stets außerhalb des Wassers) schnell hinweggeführt wurde, so daß sein Schatten oder sein Bild schnell hintereinander beide Augenreihen traf. Hatte er aber auch nicht die Ausdehnung, die einer größeren Anzahl der in einer Reihe angeordneten Augen entsprach, so war in der beträchtlichen Entfernung eine Reaktion nicht zu erzielen; sie war erst dann zu erzielen, wenn der betreffende Gegenstand sehr schnell über die ganze Gegend hinweggeführt wurde. Ein dem ersten gleicher Erfolg trat unter diesen Umständen nur dann ein, wenn der Gegenstand langsam, ohne das Wasser zu erschüttern, dem Tiere bedeutend genähert wurde. War das vorgehaltene Objekt eine Nadelspitze, resp. hatte es einen Umfang, der den nur eines Auges wenig überstieg, so war nie eine Reaktion vorhanden, auch wenn die Spitze ein Auge fast berührte; hier trat erst dann eine Wirkung ein, wenn ein oder mehrere Tentakel durch die Nadel in Mitleidenschaft gezogen waren. Nur wenn die Nadelspitze in nächster Entfernung von den Augen, aber unter Vermeidung der Tastfäden, schnell bewegt wurde, so daß in zahlreichen Augen fast gleichzeitig ein Bild entstehen konnte, dann erfolgte eine Reaktion, die als Ausdruck einer optischen Wahrnehmung zu betrachten ist. Letzteres indessen auch nur so weit, als die durch die Erschütterung des Wassers bedingte Reizung der Tentakel als ursächliches Moment für diese Reaktion auszuschließen ist.

Große Gegenstände, die nicht bewegt zu sein brauchen, vermögen also schon in weiter Entfernung von der Muschel ein Bild hervorzurufen; kleine dagegen nicht einmal in der Nähe; letztere werden vielmehr erst dann gesehen, wenn ihr Bild auf die Netzhäute von einer größeren Anzahl Augen fällt. Es zeigt sich somit, daß eine Accommodation in diesen Augen gar nicht vorhanden ist, was übrigens schon aus dem Mangel eines Accommodationsmuskels von selbst folgt (der Patten'sche ciliaris existiert nicht). Auch die vielfach zu findende Angabe, daß die Augenstiele sich bei der Ruhelage des Tieres bald kontrahieren, bald ausdehnen, vermag ich nicht zu bestätigen, da ich dieselben bei geöffneten Schalen stets vollkommen bewegungslos fand.

Daß kleine Gegenstände, die nur ein Auge beschatten, nicht in der Nähe gesehen werden, oder vielmehr, daß die von ihnen

auf der Retina entworfenen Bilder keine Aeußerung des Tieres veranlassen, hat seinen Grund in dem anatomischen Verhalten der Retina. Wenn man sich die von mir hier gegebenen Abbildungen betrachtet (Fig. 37—41), so erkennt man, daß Stäbchen nur im Zentrum des Auges liegen — sie bilden, wie ich weiter oben sagte, „in ihrer Gesamtheit einen Cylinder, der nur das Zentrum der Netzhaut einnimmt“ — daß die Seitenteile der proximalen Hälfte der Augenblase der lichtperzipierenden Elemente aber ganz entbehren und daß diese Seiten zusammen etwa die Hälfte des Augenhintergrundes für sich in Anspruch nehmen (cfr. besonders Fig. 41), ganz im Gegensatze zur Retina der übrigen Mollusken und der Wirbeltiere, wo die innere Wand der Augenblase vollständig mit der Netzhaut austapeziert ist. Oder mit anderen Worten: die Augen der Pectiniden haben kein peripheres Gesichtsfeld, sondern nur ein zentrales, jede Retina stellt somit das Analogon einer Macula lutea des Wirbeltierauges dar. Darum ist es notwendig, daß ein Gegenstand, wenn er wahrgenommen werden soll, größer sein muß, als der Durchmesser eines Auges beträgt, und mehrere Augen auf einmal oder mindestens schnell hintereinander decken muß, da auf jeder einzelnen Retina von ihm nur ein kleiner Teil abgebildet wird. Dem widerspricht auch nicht der Patten'sche Versuch; jener Versuch (es sei hier nochmals auf die treffliche Boll'sche Arbeit „Beiträge zur physiologischen Optik“ hingewiesen) (27) zeigt nur die physikalischen Eigenschaften, beweist aber nichts für die physiologischen Wahrnehmungen. Wird somit in jedem Auge nur ein kleiner Teil desjenigen Objektes abgebildet, welches sich gerade im Gesichtsfelde befindet, und sind zur deutlichen Wahrnehmung immer eine größere Zahl von Augen notwendig (wie viel, weiß ich nicht; doch ist die Zahl der notwendigen Augen für diese Betrachtung nebensächlich), so heißt das: das Gesamtbild, welches eine Muschel wahrnimmt, setzt sich aus einer bald größeren, bald geringeren Zahl von Einzelbildchen zusammen, die linear aneinandergereiht sind. Wir haben es hier also mit einer Art musivischen Sehens, und zwar linearen musivischen Sehens zu thun.

Aus dieser Theorie heraus erklären sich jene von mir detailliert geschilderten Beobachtungen so leicht, daß ich auf eine spezielle Ausführung glaube verzichten zu können.

Diese Theorie des musivischen Sehens der Pectiniden er-

klärt aber auch ferner die Multiplizität der Augen. Rein teleologisch müssen wir also sagen: die zahlreichen Augen sind notwendig, damit überhaupt ein deutliches Bild zustandekommt; nur wenige so gebaute Augen wären zwecklos.

Müssen wir die Homologie des Pectenauges mit dem Auge der übrigen Mollusken fallen lassen, durch die physiologische Betrachtung ist dies Gebilde, glaube ich, auch dem morphologischen Verständnis näher gerückt; es erklärt sich die abweichende Struktur als ein Resultat der Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen dieser Muscheln, die dann in Wirksamkeit trat, als die freie Oberfläche dieser Tiere, die auf den Mantelrand beschränkt ist, die Fähigkeit, optische Organe zu entwickeln, erlangt hatte.

Litteraturverzeichnis.

1) Boll: Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 5, Supplement.
2) Boll: Beiträge zur physiologischen Optik. Reichert und du Bois-Reymond's Archiv 1871.
3) Brock: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der stylommatophoren Pulmonaten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 44.
4) Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 3. Bd. I. Abt.
5) Bütschli: Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Heidelberg 1886.
6) Carrière: Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.
7) Carus-Gerstäcker: Handbuch der Zoologie. Leipzig 1868 bis 1875.
8) Chatin: Bulletin de la société philomathique, Paris 1877, pg. 8 bis 14, 44—45.
9) Drost: Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule L), nebst einigen Mitteilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 12.
10) Duvernoy: Mémoires sur le système nerveux des mollusques acéphales. Mémoires de l'académie des sciences de l'institut de France, T. 24.
11) Egger: Jouannetia Cumingii Sow. Arbeiten aus dem zoologischen Institut in Würzburg, Bd. 8 Heft 2.
12) Ehrenbaum: Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schalen der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 41.
13) Eisig: Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. 1.
14) Flemming: Die Haare tragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 5.
15) Flemming: Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 6.

16) Flemming: Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 22.
17) Flemming: Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 23.
18) Fraisse: Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 35.
19) Gegenbaur: Grundriß der vergleichenden Anatomie. 2. Auflage. Leipzig 1875.
20) Grube: Über Augen bei Muscheln. Müller's Archiv 1840.
21) Haller: Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Studie. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 9.
22) Hensen: Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 15.
23) Hensen: Über den Bau des Schneckenauges und über die Entwicklung der Augenteile in der Tierreihe. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 2.
24) Hensen: Über Sehpurpur bei Mollusken. Zoologischer Anzeiger, Bd. 1, No. 2.
25) Hickson: The eye of pecten. Quarterly Journal of microscopical science, 1880.
26) Hickson: The eye of spondylus. Ibidem 1882.
27) Keferstein: Untersuchungen über niedere Seetiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 12.
28) Krohn: Über augenähnliche Organe bei Pecten und Spondylus. Müller's Archiv, 1840.
29) List: Zur Kenntnis der Drüsen im Fuße von Tethys fimbriata. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 45.
30) Meyer und Möbius: Fauna der Kieler Bucht. 2. Bd. Leipzig 1872.
31) Müller, Johannes: Handbuch der Physiologie des Menschen. 2. Bd. Koblenz 1840.
32) Patten: Eyes of molluscs and arthropods. Mitteilungen aus der zoologischen Nation zu Neapel, Bd. 6, Heft 4.
33) Rabl: Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 5.
34) Rawitz: Das zentrale Nervensystem der Acephalen. Jena 1887.
35) Rawitz: Über den Mantelrand der Feilenmuschel. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. Anatomischer Anzeiger, Bd. 2, pg. 398.
36) Rawitz: Über die Fußdrüse der Opisthobranchier. Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1887.
37) Roule: Recherches histologiques sur les mollusques lamellibranches. Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1887, Janvier-Février.
38) Ryder: Primitive visual organs. Science, an illustrated journal, Vol. II 1883. Cambridge, Massachusetts, U. S. A.

39) Schieffferdecker: Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 23.
40) Schmidt, Oscar: Handbuch der vergleichenden Anatomie. 8. Auflage. Jena 1882.
41) Schulze, F. E.: Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 3.
42) Schulze, F. E.: Die Geschmacksorgane der Froschlarven: Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 6.
43) Sharp: On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. 5.
44) Simroth: Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 26.
45) Spengel: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 35.
46) Stöhr: Lehrbuch der Histologie. Jena 1887.
47) Stöhr: Über Schleimdrüsen. (Festschrift für Albert Kölliker.) Leipzig 1887.
48) Thiele: Ein neues Sinnesorgan bei Lamellibranchiern. Zoologischer Anzeiger, 1887.
49) Will: Über die Augen der Bivalven und Ascidien. Froriep's Neue Notizen, Bd, 29, 1844, No. 622 und 623.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—7. Anomia ephippium.

1. a. indifferente, b. Pinselzellen, rechter Mantelrand. Pikrinmazeration. 750: 1.
2. a. b. Pinsel-, c. pigmentfreie indifferente, d. pigmentierte indifferente Zellen, linker Mantelrand. Pikrinmazeration. 750 : 1.
3. Schematische Darstellung eines Längsschnittes durch den linken Mantelrand. *e* äußere, *i* innere Seite, *r* Ringnerv, *a* Ringgefäß; I, II, III, IV, V Tentakel.
4. I. Tentakel, linker Mantelrand. Längsschnitt. Camera. 113 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *pi* pigmentierte Stellen, *qmm* Quermuskeln.
5. II. Tentakel, linker Mantelrand. Längsschnitt. Camera. 340 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *bas* basaler Teil des Tentakels, *lmm* Längs-, *qmm* Quermuskeln.
6. IV. Tentakel, linker Mantelrand. Längsschnitt. Camera. 150 : 1. *a* innerer, *b* äußerer Ast des Tentakels; *e* äußere, *i* innere Seite, *pi* pigmentierte Stellen, *sz* Schleimzellen.
7. Vorletzter Tentakel, rechter Mantelrand. Längsschnitt. Camera. 750: 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *pr* proximale, *di* distale Schnittfläche, *p* Pinselzellen, *sz* Schleimzellen.

Fig. 8—14. Ostrea edulis.

8. a. nichtpigmentierte, b. pigmentierte indifferente Zellen. Chromkalimazeration. 750: 1.
9. a. schmale, b. pokalähnliche Pinselzellen. Chromkalimazeration. 750 : 1.
10. Mantelrand von der Ober- (Rücken-) Seite rechts, Längsschnitt. Camera. 150 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *n* Ringnerv, *a* Ringgefäß, *be* Becherzellen, *sz* Schleimzellen, *lmm* Längsmuskeln, I, II, III Tentakel.
11. Mantelrand von der Unter- (Bauch-) Seite rechts. Längsschnitt. 110: 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *n* Ringnerv, *a* Ringgefäß, *be* Becherzellen, *sz* Schleimzellen, *lmm* Längsmuskeln, I, II, III Tentakel.

12. Schematische Darstellung eines Längsschnittes der Mitte des Mantelrandes. *m—m* Grenze von Mantel und Mantelrand, *e* äußere, *i* innere Seite, *n* Ringnerv, *a* Ringgefäß, *k* Klappe, I, II a, b, c, d, III. Tentakel.
13. Tentakel II von der Mitte des Mantelrandes. Längsschnitt. Camera. 125: 1. *a*, *b*, *c*, *d* Äste des Tentakels. *i* äußere, *e* innere Seite, *be* Becherzellen, *dr* mehrzellige Schleimdrüsen, *sz* Schleimzellen, *lmm* Längsmuskeln.
14. Spitze des III. Tentakels von der Mitte des Mantelrandes. Camera. 750: 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *be* Becherzellen, *sz* Schleimzellen, *in* indifferente Zellen, *p* Pinselzellen, *k* Bindegewebskerne.

Fig. 15—24. Lima hians und inflata.

15. Pinselzellen, Lima hians. *a* sensibler, *b* sekretorischer Faden. Osmium 0,1 $^0/_0$. 750: 1.
16. Sensible Fäden, Lima hians. Längsschnitt. Camera. 300: 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *hr* Härchenreste, *bl* Blutgefäße, *lmm* Längsmuskeln, I, II Tentakel.
17. Schematische Darstellung eines Teiles eines Drüsenfadens von Lima hians. Vergr. 12. *dr* Drüsenring, *cy* cylindrischer Abschnitt, *p* Pinselzellen.
18. Drüsenzellen aus den sekretorischen Fäden von Lima hians. Osmium 0,1 $^0/_0$. 750: 1. *a*, *c*, *d* verschiedene Stadien, *b* Cuticula, *dr* Drüsenkörper, *pl* Plasma, *drk* Drüsenkerne, *st* Stiel, *stk* Stielkerne, *sub* subepitheliale Schicht.
19. Leere Kapseln der Drüsenzellen von Lima hians. 750: 1. *sto* Stomata der Kapseln.
20. Drüsenfaden von Lima inflata. Längsschnitt. Camera. 120: 1. *f* Fuß, *dr* Drüsen, *e* äußere, *i* innere Seite, *lmm* Längsmuskeln.
21. Drüsenfaden von Lima inflata. Querschnitt. Camera. 300: 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *dr* Drüsen, *y* cfr. Text, *k* Zone der Stielkerne, *lmm* Längs-, *qmm* Quermuskeln.
22. Teil eines Drüsenringes von Lima inflata. Längsschnitt. Camera. 500: 1. *dr* Drüsen, *cu* Cuticula, *k* Zone der Stielkerne, *sub* subepitheliale Schicht, *x* Sekretpfropf, *y* cfr. Text.
23. Längsschnitt eines Drüsenfadens von Lima hians. Camera. 300: 1. *dr* Drüsen, *lmm* Längsmuskeln.
24. Spitze eines Drüsenfadens von Lima hians. Schrägschnitt. Camera. 500: 1. *dr* Drüsen.

Fig. 25—36. Pectiniden.

25. Schematische Darstellung der Spitze eines frisch untersuchten Tentakels von Pecten Jacobaeus. 100: 1.
26. Sinnesorgane (cfr. Text). 750: 1. a. frisch, b. Osmium 0,1 $^0/_0$, f. Kali bichromicum, Pecten Jacobaeus. c. Pecten flexuosus, d, e. Pecten varius. *i* indifferente Zellen, *pi* Pinselzellen, *stz* Stützzellen, *m* Membran, *end* Endothel.

27. Querschnitt eines Tentakels. Pecten Jacobaeus. 200 : 1. Camera. *o* obere, *u* untere Seite, *pig* Pigment.
28. Vorletzter Tentakel. Längsschnitt. Pecten Jacobaeus. 700 : 1. Camera. *e* äußere, *i* innere Seite, *pig* Pigment.
29. Letzter Tentakel. Längsschnitt. Pecten Jacobaeus. Camera. 180 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *bl* Blutgefäße, *cfr. Text.
30. Seitenwulst. Längsschnitt. Pecten Jacobaeus. Camera. 520 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *in* indifferente Zellen, *sz* Sinneszellen.
31. Querschnitt eines Tentakels. Pecten glaber. Camera. 80 : 1. *bl* Blutgefäße.
32. Vorletzter IV. und letzter V. Tentakel. Längsschnitt. Pecten pusio. Camera. 300 : 1. III Rest des dritten Tentakels. *e* äußere, *i* innere Seite, *h* Härchenreste, *ec* Epicuticula, *sw* Seitenwulst, *w* Wimpern.
33. Querschnitt eines Tentakels von Pecten flexuosus. Camera. 300 : 1. *lmm* Längs-, *qmm* Quermuskeln, *n* Nerv, *x* cfr. Text.
34. Seitenhügel von Pecten flexuosus. Längsschnitt. 300 : 1. Camera. *e* äußere, *i* innere Seite, *pr* proximales, *di* distales Ende des Schnittes, *v* Vorhügel, *h* Haupthügel, *t* Thal, *n* Nebenhügel, *a* Abdachung, *lmm* Längs-, *qmm* Quer-, *rmm* Ringmuskeln, *k* Bindesubstanzkerne.
35. Vorletzter Tentakel. Längsschnitt. Pecten opercularis. Camera. 750 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *bl* Blutgefäß, *x* cfr. Text.
36. Vorletzter VII. und VI. Tentakel. Pecten varius. Camera. 300 : 1. *e* äußere, *i* innere Seite, *bl* Blutgefäß.

Fig. 37—44. Augen der Pectiniden.

Gemeinsame Bezeichnungen:

pe äußere, *pi* innere } Pellucida.
pig Pigmentepithel.
ep Stielepithel.
st Stiel.
conj Bindesubstanzkapsel.
no nervus opticus.
noe nervus opticus, äußerer Ast.
noi nervus opticus, innerer Ast.
ar Blutgefäß.
sa Blut.
bi Kontur der Bindesubstanz.
ke Kerne des Pigmentepithels.
mm Muskeln.
e äußere Seite.
i innere Seite.
l Linse.
s Septum.
gz Ganglienzellenschicht.
bc Stäbchenzellen.
nucl Kerne der Stäbchenzellen.
bac Stäbchen.
m Grenze von Stäbchen und Stäbchenzellen.
nz Nebenzellen der Retina.
gzs sekundäre Ganglienzellen.
gz isoliert liegende Ganglienzellen.
cc Zentralkanal.
nn Nervenfibrillen.
pl Plexus der Nerven.
tap Tapetum.
ph Pigmenthaut.
v variköse Anschwellung.

37. Pecten flexuosus. 300 : 1. Camera.
38. Pecten Jacobaeus. 200 : 1. Camera.

39. Pecten pusio. 100 : 1. Camera. x Ansatz des verletzten Tentakel.
40. Pecten varius. 500 : 1. Camera. Pellucida.
41. Pecten opercularis. Retina. 300 : 1. Camera.
42. Pecten Jacobaeus. Äußere Hälfte der Retina. 750 : 1. Camera.
43. Zupfpräparate. Pecten Jacobaeus.
    a. Ganglienzellen, Stäbchenzellen und Stäbchen. 300 : 1.
    b. Ganglienzellen. 750 : 1.
    c. Stäbchenzelle, Stäbchen und Ganglienzellen. 1000 : 1.
44. Stäbchenzellen. Pecten Jacobaeus. Zupfpräparat. 750 : 1.

Pflanzen und Schnecken.

Biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrafs.

Von

Dr. Ernst Stahl,

Professor der Botanik an der Universität Jena.

Einleitung.

Die Erforschung der Beziehungen zwischen Pflanzenwelt und Tierwelt ist nach langjähriger Vernachlässigung durch Darwin's gewaltige Anregung zu einem der am erfolgreichsten kultivierten Gebiete der Biologie herangewachsen. Der fördernde Einfluß gewisser Tiere auf die Fortpflanzung und Verbreitung vieler Pflanzen ist namentlich mit Vorliebe behandelt worden und niemand bezweifelt heute mehr den tiefgreifenden Einfluß, den die Tierwelt auf die Ausgestaltung vieler Pflanzenorgane ausgeübt hat. Gestalt, Farbenpracht und Duft der Blumen, sowie zahlreiche Eigenschaften von Früchten und Samen können nur unter Berücksichtigung der Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren begriffen werden und verdanken der Auslese von Seite dieser ihre gegenwärtige Ausbildung.

Nun ist aber der Einfluß der Tiere auf die Pflanzen nicht nur, wie in den angedeuteten Fällen, fördernd, sondern, und zwar in viel allgemeinerer Weise, schädigend, da es ja das Los der Pflanzen ist, den Tieren zur Nahrung zu dienen.

Es ergiebt sich nun schon von vornherein, daß, wie dort es zur Bildung von allerlei Anlockungsmitteln gekommen ist, hier Schutzeinrichtungen gegen die Angriffe der Tiere entstanden sein müssen, und daß speziell jede einzelne Pflanze mit solchen Schutzmitteln versehen sein muß, durch welche sie in den Stand gesetzt ist, wenn auch nicht den Angriffen, so doch der Vernichtung seitens der sie umgebenden Tierwelt zu widerstehen.

Die zur Abwehr gegen die Angriffe höherer Tiere dienenden Schutzwaffen, wie Stacheln, Dornen, Gifte, unangenehm riechende oder schmeckende Stoffe, deren Bedeutung ohne weiteres klar

ist, sind wohl von jeher in ihrer Bedeutung für die Erhaltung der damit versehenen Pflanzen erkannt worden. Doch ist man, wie mir scheint, bisher geneigt gewesen, solche Fälle gewissermaßen als Ausnahmen zu betrachten, die nur in manchen Florengebieten, z. B. Steppen, Wüsten, mehr in den Vordergrund treten. In der That sind in solchen Gegenden, wo durch die Ungunst der Verhältnisse die Entwickelung der Vegetation auf relativ kurze Zeiträume beschränkt ist, auffällige Schutzwaffen an viel zahlreicheren Pflanzen und meist in stärkerer Ausbildung vorhanden, als in Gegenden mit üppigerem Pflanzenwuchs, wo den Tieren, auch während der ungünstigen Jahreszeit, noch immer eine reiche Auswahl von Futterpflanzen zur Verfügung steht. In unserer mitteleuropäischen Flora ist die Zahl der Pflanzen mit sehr auffälligen Schutzmitteln eine ziemlich beschränkte, und die schönsten Beispiele von Schutzwaffen, die gewöhnlich angeführt werden, beziehen sich denn auch fast ausschließlich auf ausländische Gewächse und bei diesen wieder auf Verteidigungseinrichtungen, durch welche den Angriffen seitens größerer Tiere, Nager, Wiederkäuer u. s. w., entgegengearbeitet wird. Bei den letzteren dürfen wir nun keineswegs stehen bleiben, wenn wir nicht ein durchaus unvollkommenes Bild von den Schutzeinrichtungen einer gegebenen Pflanze gewinnen wollen. Die meisten einheimischen Gräser und Papilionaceen würde man von diesem Standpunkte aus als schutzlos betrachten, während sie doch, wie später gezeigt werden soll, gegen andere Tiere energische Schutzmittel besitzen, die nicht von geringerer Wichtigkeit als die auffälligen Stachel- und Dornbildungen sind, deren Bedeutung aber erst durch eine genauere Untersuchung erschlossen werden kann. Überhaupt hat sich bei einer eingehenderen Untersuchung bald herausgestellt, daß von allen untersuchten wildwachsenden Pflanzen auch die scheinbar wehrlosesten Schutzmittel gegen die Angriffe gewisser Tiere besitzen. Die meisten dieser Schutzmittel gewähren keinen absoluten, sondern nur relativen Schutz, wie es denn auch wohl keine einzige Pflanze giebt, welche der Tierwelt nicht ihren Tribut zu zahlen hätte.

Unsere gewöhnliche Wolfsmilchpflanze (Euphorbia cyparissias) wird von den Wiederkäuern, Nagern, Schnecken, Heuschrecken und den meisten andern Tieren gemieden, während die Raupe des Wolfsmilchschwärmers (Sphinx euphorbiae) sich von dieser Pflanze und einigen nahe verwandten mit Ausschluß aller andern ernährt. Den zuerst genannten Tieren gegenüber wirkt also der giftige Milchsaft als energisches Schutzmittel,

während er nicht nur unvermögend ist, die Raupen des Schwärmers fernzuhalten, sondern geradezu ein notwendiges Ingredienz ihrer Nahrung ausmacht. Hier haben wir es mit der besonders bei den Insekten so sehr verbreiteten Erscheinung zu thun, welche wir mit OTTO KUNTZE als gegenteilige oder reciproke Anpassung (ERRERA's contre — adaptation) bezeichnen wollen. Aus den erwähnten und anderen ähnlichen Thatsachen schließen zu wollen, daß der Milchsaft nicht als Schutzmittel aufgefaßt werden könne, wäre offenbar durchaus verfehlt, da er gegen die Angriffe vieler andern Tiere absoluten oder doch relativen Schutz gewährt, so daß die Pflanze ohne ihr giftiges Sekret sicher nicht existenzfähig wäre.

Dergleichen Erwägungen darf man nie aus dem Auge verlieren, wenn man die Bedeutung gewisser äußerer oder innerer Schutzmittel gehörig würdigen will. Ich kann mich daher auch nicht mit den Ausführungen von HABERLANDT [1]) einverstanden erklären, welcher wohl zugiebt, daß in einzelnen Fällen das Sekret von Hautdrüsen als Schutzmittel gegen aufkriechende Schnecken und Insekten anzusehen sei, doch sich dagegen verwahrt, dass man in solchen Sekreten vor allem oder ausschließlich bloß Schutzmittel gegen die Angriffe verschiedener Tiere oder vielleicht auch Schmarotzerpflanzen erblicken wolle. Als Beispiel, welches gegen die von ihm bekämpfte Ansicht sprechen soll, führt HABERLANDT die Vertreter der Gattung Thymus an, welche trotz ihrer würzigen und bitteren Sekrete doch von zahlreichen Tieren aus der Klasse der Insekten heimgesucht werden. Es liegt mir fern zu behaupten, das das Drüsensekret von Thymus serpyllum nur die Funktion eines Schutzmittels gegen die Angriffe gewisser Tiere habe; denn es kann dasselbe vielleicht, was allerdings noch zu beweisen ist, nach TYNDALL bei der Wärmeaufnahme und Wärmeabgabe von Bedeutung sein. Eins ist aber sicher, daß nämlich durch das Sekret viele omnivore Tiere von dieser Pflanze abgehalten werden, welche ohne diesen Schutz wohl bald aus unserer Flora verschwunden sein dürfte [2]). Unsere Eichenarten haben eine Unmasse von Feinden, namentlich aus der Klasse der Insekten, welche zum Teil ausschließlich auf die betreffenden Baumarten angewiesen sind. Können wir daraus schließen, daß der hohe Gerbstoffgehalt sämtlicher Teile dieser Bäume nur eine unter-

1) Physiologische Pflanzenanatomie, S. 325.
2) Siehe hierüber auch OTTO KUNTZE, l. c., p. 47.

geordnete Bedeutung als Schutzmittel habe? Denken wir uns die Eichenschößlinge ihres Gerbstoffgehalts beraubt, so würden allerdings die zahlreichen Feinde aus der Klasse der Insekten, welche gerade auf eine gerbstoffreiche Nahrung angewiesen sind, wegfallen; anderseits würden aber andre Tiere, Hasen, Rehe u. s. w., welche jetzt durch den stark astringierenden Geschmack abgehalten werden, sich über die Eichen hermachen und sie in kurzer Zeit vernichten. Hasen und Rehe brächten in kurzer Zeit fertig, was Hunderten von Insektenarten nicht gelingt. Einen Feind mehr oder einen weniger zu haben, kann, selbst wenn dieser Feind noch so klein sein sollte, für eine Pflanzenart von der größten Bedeutung sein, ja sogar über das Aussterben oder das Bestehen derselben die Entscheidung herbeiführen. Ich erinnere hier bloß an die gegenwärtige, allerdings eine bei uns nicht einheimische Pflanze betreffende, Reblauskalamität, welche uns zugleich lehrt, durch welche scheinbar geringen Unterschiede in der Structur und Regenerationsfähigkeit Erhaltung oder Untergang von Pflanzenarten — widerstandsfähige und nicht widerstandsfähige Vitisarten — bedingt sein können.

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine Übersicht der sehr zerstreuten Litteratur über die hier behandelten Fragen zu geben. Nur auf einige wenige neuere Werke, auf welche im Lauf dieser Abhandlung noch zurückzukommen sein wird und in welchen auch weitere Litteraturnachweise zu finden sind, mag hier kurz hingewiesen sein. Zunächst ist zu nennen KERNER's bekannte, ausgezeichnete Schrift: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien 1876, in welcher sich auch einige Angaben über die Schutzmittel der Vegetationsorgane der Pflanzen befinden; ferner der vor kurzem erschienene erste Band des Pflanzenlebens desselben Verfassers, in welchem eine Anzahl von Verteidigungsmitteln der Pflanzen namentlich gegen höhere Tiere abgebildet und in anschaulicher Weise beschrieben sind.

Eine Fülle von Beobachtungen und Hypothesen findet man in OTTO KUNTZE's Zusammenstellung der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst[1]). BATTANDIER bespricht in einem kleinen Aufsatze Considérations sur les plantes herbacées de la flore estivale d'Alger[2])

---

1) Supplementheft zur Botanischen Zeitung 1877.
2) Bulletin de l'association scientifique Algérienne. Alger, 1880.

die in der dürren Zeit blühenden Pflanzen und zählt die Eigenschaften auf, durch welche sie befähigt sind den Angriffen der Tierwelt zu widerstehen. In einem die Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze[1]) betitelten Aufsatz betont W. O. FOCKE, ohne experimentelle Begründung, die Wichtigkeit gewisser Exkrete gegen die Angriffe von Pilzen und Tieren.

In der neuesten Zeit hat endlich ERRERA (L'efficacité des structures défensives des plantes. Comptes rendus de la soc. de bot. de Belgique 1886) in einem kleinen Schriftchen seine Landsleute auf die bei solchen Untersuchungen anzuwendenden Methoden hingewiesen und bald darauf im Verein mit zwei Mitarbeitern[2]) Angaben über den Sitz der Alkaloide bei verschiedenen Pflanzen mitgeteilt. Auf beide Schriften, von denen die erste einige weitere Litteraturangaben enthält, wird noch zurückzukommen sein.

Aus der nicht geringen Zahl von Arbeiten auf dem uns hier beschäftigenden Gebiet der Biologie[3]) sind bisher nur wenig Ergebnisse in den Lehrschatz der Botanik übergegangen. Die meisten Handbücher und Lehrbücher sehen die bisher erhaltenen Resultate entweder als selbstverständlich an oder lassen sie, mit wenigen Ausnahmen, als auf zu unsicherer Basis beruhend, völlig unberücksichtigt. In der That beruhen die Veröffentlichungen auf diesem Gebiet, wie ERRERA treffend hervorgehoben hat, nur zum Teil auf sorgfältigen Beobachtungen, viel öfter aber bloß auf gelegentlichen Wahrnehmungen oder Vermutungen. Von sorgfältigen Experimenten, vergleichenden Fütterungsversuchen ist bis jetzt nur sehr wenig vorhanden, obwohl kaum hervorgehoben zu werden braucht, daß eine befriedigende Behandlung der angeregten Fragen, mit Ausnahme der allereinfachsten, nur in dieser Weise erreicht werden kann. Der Versuch, dieses Wissensgebiet weiter zu fördern, ist in der vorliegenden Abhandlung gemacht worden. So lückenhaft die Resultate bis jetzt auch noch sind, so glaube ich doch, daß dieselben einiges Licht auf weit voneinander ent-

---

1) KOSMOS, Bd. X, Stuttgart, 1881—1882.

2) ERRERA, Maistriau et Clautriau. Premières recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes. Bruxelles 1887. Journal de la soc. roy. des scienc. médic. et naturelles.

3) Die ziemlich reiche Litteratur über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen sei hier bloß anhangsweise erwähnt unter Hinweis auf die vor kurzem erschienene Publikation von SCHIMPER: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

fernte Gebiete der Botanik zu werfen imstande sind. Begonnen wurde die Arbeit in dem rein biologischen Interesse zu zeigen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen, auch die anscheinend wehrlosesten vor dem Untergang durch Zerstörung seitens der sie umgebenden Tierwelt gesichert sind. Dabei stellte sich aber heraus, daß manche anatomische Thatsachen auf Grund der gewonnenen Erfahrungen und Anschauungen in einem ganz andern Licht erscheinen als bisher, und daß ferner die biologische Bedeutung gewisser Exkrete, ihr Vorkommen in gewissen Pflanzen, ihr Fehlen in andern, ihre Verteilung auf dem Querschnitt der Organe, ferner das Vikariieren chemisch oft sehr unähnlicher Stoffe und andere ähnliche Fragen durch dergleichen Untersuchungen unserem Verständnis bedeutend näher gerückt werden können.

Sorgfältige Beobachtungen im Freien und dadurch angeregte Fütterungsversuche im geschlossenen Raume, geben uns Aufschluß darüber, ob eine Pflanze gegen eine gegebene Tierart geschützt ist oder nicht.

Die Beobachtungen im Freien werden selbstverständlich, je nach dem Hungergrad der Tiere, sehr verschieden ausfallen. In der guten Jahreszeit, wo Futter in Fülle vorhanden ist, machen sich Hasen, Kaninchen, Rehe nur an wenige ihnen besonders zusagende Pflanzen heran und lassen die Mehrzahl der andern unangetastet, welche letztere wir denn auch als geschützt betrachten müssen. Ganz anders aber das Verhalten der Tiere im Winter, wenn eine geschlossene Schneedecke ihnen den Zutritt zu ihren gewöhnlichen Futterpflanzen erschwert. Unter solchen Umständen wird alles benagt, was nur einigermaßen genießbar ist, selbst solche Gewächse, die sonst ganz unberührt bleiben und die bei reichlicherem Genuß den Tod herbeiführen können. Zwischen den Pflanzen, die nur in der höchsten Not angegangen werden und denjenigen, welche die bevorzugte Nahrung einer gegebenen Tierart bilden, giebt es nun zahlreiche Übergangsstufen, die ebensoviele Grade des Schutzes bedeuten.

Die Erfahrungen und Aussagen der Landwirte über den Futterwert der Pflanzen können wir hier nur mit großer Vorsicht benutzen. Manche Pflanzen, welche den Landwirten als gute oder doch ziemlich gute Futterpflanzen gelten und von den Haustieren, mit andern Kräutern gemischt, im frischen oder doch im

trockenen Zustande willig und vielleicht mit Profit gefressen werden, bleiben im Freien, wo die Tiere besser eine Auswahl treffen können, verschont. So wird z. B. die als Milchfutter vielseitig gerühmte Alchemilla vulgaris von den Rindern verschmäht. In Bauerndörfern des Frankenwaldes, wo diese Pflanze massenhaft auf begrasten Flächen und Abhängen wächst, wird sie von den Rindern und Schafen nicht angegangen und bildet große, üppige Stöcke, die hoch aus dem übrigen, glatt abgeweideten Rasen hervorragen. Ganz dieselben Beobachtungen habe ich in den Alpen gemacht. In der Nähe der Sennhütten bleibt die gerbstoffreiche Alchemilla mit einigen wenigen andern Pflanzen völlig unangetastet. Andre Pflanzen, welche dem Heu einen angenehmen Geruch verleihen, und von welchen angenommen wird, daß sie anregend auf die Verdauung der Tiere wirken, bleiben auf den Triften meist unberührt. So Thymus serpyllum, Origanum vulgare, Menthaarten und viele andre.

Aus den mitgeteilten Angaben, denen sich noch viele andre zufügen ließen, geht hervor, daß viele Pflanzen, deren Futterwert bei Stallfütterung anerkannt ist, in der freien Natur verschmäht werden wegen gewisser den Tieren unangenehmen Eigenschaften.

Ist einmal durch Versuche festgestellt, daß eine Tierart eine Pflanze oder einen Pflanzenteil gar nicht oder nur ungern verzehrt, so tritt die weitere Frage heran, warum dies der Fall ist. Wenn es einerseits leicht ist, im Vorhandensein gewisser äußerer Struktureigentümlichkeiten, wie Stacheln, Dornen, Borstenhaare, Brennhaare u. s. w. den Grund der Verschonung zu erkennen, so ist es dagegen meist schwer mit Bestimmtheit festzustellen, durch welche Inhaltsbestandteile der Schutz bewirkt wird bei Pflanzen, die in ihrem Innern oft nebeneinander verschiedenerlei Substanzen führen, für welche jede einzelne die Annahme nahe liegt, daß auf ihre Gegenwart allein schon die Abneigung der Tiere zurückzuführen sein kann. Ich habe diese Fehlerquellen zu verringern versucht durch Auswahl geeigneter Pflanzen oder Pflanzenteile. In einigen Fällen wurden zur Gegenprobe Versuche mit den chemisch reinen Substanzen ausgeführt.

Wenn durch Beobachtungen im Freien und Fütterungsversuche festgestellt worden ist, daß eine gegebene Pflanze von gewissen Tieren oder Tiergruppen mehr oder weniger verschont bleibt und es zugleich gelungen ist nachzuweisen, auf welche Strukturverhältnisse oder Inhaltsbestandteile dies zurückgeführt werden muß, so ist man berechtigt, diese letztern als Schutzmittel gegen die betreffenden Tiere zu bezeichnen: ein kurzer Ausdruck für bestimmte Beziehungen zwischen Tier und Pflanze. Mehr giebt uns die direkte Beobachtung nicht. Suchen wir aber uns eine Vorstellung über die Entstehung und Ausbildung der Schutzmittel zu bilden, so stehen hier zwei Alternativen offen.

Entweder nimmt man an, daß die erwähnten Einrichtungen — Dornen, Stacheln, Borstenhaare oder Anhäufung von Gerbstoff, ätherischen Oelen u. s. w. — ganz unabhängig von der die Pflanzen umgebenden Tierwelt zur Ausbildung gelangt sind, und betrachtet das Verschontbleiben der damit behafteten Pflanzen bloß als eine zufällige Begleiterscheinung oder aber man sieht in den erwähnten Einrichtungen Züchtungsprodukte der die Pflanzen umgebenden Tierwelt. Nach der ersten Voraussetzung würde, um bloß ein extremes Beispiel zu citieren, die südafrikanische Flora auch dann ihre dornigen, drüsigen, bitterschmeckenden Pflanzen haben, wenn die dortige reiche Schaar pflanzenfressender Tiere nicht existierte oder niemals existiert hätte.

Dieser Ansicht huldigte zum Teil noch GRISEBACH. Obwohl er an einer Stelle seines Werkes [1]) bei Besprechung der dornigen Acaciaarten zugiebt, daß die Dornen, welche LINNÉ als die Waffen der Pflanzen bezeichnet hat, dort „wo sie wie hier gebildet sind, dazu beitragen müssen, die weidenden Tiere abzuhalten“, so führt er doch an verschiedenen Stellen seines Werkes die Dornsträucher in unmittelbarem Anschluß an die Sträucher der „Spartiumformation“ an [2]) und sieht in beiden Formen direkte Anpassungen des Organismus an ein trockenes Klima. Allerdings kommen die Gewächse beider Kategorieen sehr häufig in großer Artenzahl in wasserarmen Gegenden vor, so daß man berechtigt ist, anzunehmen, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen den trockenen Klimaten und den erwähnton Pflanzenformen existiert. In dem einen Fall, bei den Sträuchern der Spartiumform, ist

1) Vegetation der Erde. Bd. II, S. 165.

2) Bd. I, S. 443.

aber die Anpassung der Vegetationsorgane an das trockene Klima eine direkte, in dem andern ist sie indirekt, durch Vermittelung der Tierwelt zu Stande gekommen.

Bei den Pflanzen der ersteren Gruppe sind die Blätter klein und häufig sehr vergänglich, das Assimilationsgewebe in der Peripherie der Axen angeordnet, die transpirierende Oberfläche gegenüber großblätterigen Sträuchern bedeutend reduziert. Bei den Dornsträuchern und dorntragenden Pflanzen überhaupt findet nun allerdings auch, wie Grisebach (Bd. I, S. 443) hervorhebt, eine Oberflächenverminderung gewisser Teile statt, die aber ganz andrer Art ist als bei den assimilationsfähigen Stengeln der Spartiumsträucher, da in den Dornen das Assimilationsgewebe oft gar nicht zur Ausbildung kommt. Man darf daher nicht, wie Grisebach es gethan hat, die Dornbildung als eine Organisation betrachten, „die der Verdunstung Widerstand zu leisten strebt“, denn für die Pflanze wäre durch derartige Bildungen gar nichts gewonnen, sondern durch die Metamorphose von Stengeln, Blättern oder Nebenblättern zu Dornen sind den Pflanzen Wehrorgane erwachsen, durch welche sie vor der Zerstörung seitens der reichen, mühsam sich ernährenden, Tierscharen geschützt sind.

Marloth[1]), welcher die Grisebachsche Ansicht bekämpft hat, führt als besonders instruktives Beispiel das Verhalten einiger südafrikanischen Acaciaarten an. Bei A. horrida und A. Giraffae finden sich die längsten und kräftigsten Dornen immer an den jüngsten Exemplaren oder an den jungen Wurzeltrieben, während die älteren Zweige größerer Bäume und Sträucher nur kürzere Dornen führen oder dieselben aufgeben.

Der Grund des verschiedenen Verhaltens, sagt Marloth, ist klar, wenn man die Dornen eben nur als Schutzmittel der Gewächse auffaßt. Die jüngeren und unteren Zweige müssen so gut als irgend möglich bewehrt sein, die älteren aber, welche den meisten weidenden Tieren nicht mehr erreichbar sind, bedürfen des Schutzes nicht.

Die große Mehrzahl der heutigen Naturforscher wird wohl der Ansicht beipflichten, daß die Ausbildung der als Schutzmittel wirksamen Einrichtungen in kausalem Zusammenhang mit der Einwirkung der Tierwelt auf die Pflanzen stehe, und die Stacheln, Dornen, Borsten, Brennhaare in ihrer jetzigen Ausbildung als

---

1) Marloth, R., Das südöstliche Kalahari-Gebiet. Engler's Bot. Jahrbücher, Bd. VIII, 1887.

Züchtungsprodukte der jetzt oder früher existierenden Tierwelt betrachten.

Nicht anders wie bei diesen in ihrer Bedeutung ohne weiteres erkennbaren Schutzwaffen liegt es nun meines Erachtens bei den Schutzmitteln, die ich weiter unten als chemische bezeichnen werde. Hier ist vor allem der Einwendung entgegenzusehen, daß Substanzen wie die Gerbstoffe, Bitterstoffe, ätherischen Öle, Alcaloide u. s. w. Körper sind, über deren Rolle im Chemismus der Pflanze uns noch so viel wie nichts bekannt ist, die aber als notwendige Glieder des Stoffwechsels auch dann vorhanden wären, wenn es gar keine Tiere gäbe. Daß sie notwendige Glieder des Stoffwechsels sind, soll und kann nicht bestritten werden, und ebenso wenig, daß sie schon in der Pflanze vorhanden sein mußten, ehe sie ein Objekt der Zuchtwahl seitens der pflanzenfressenden Tiere werden konnten. Ihre gegenwärtige quantitative Entwickelung, ihre Verteilung in den Pflanzenorganen, die häufig bevorzugte peripherische Lagerung, besonders aber ihr frühzeitiges Erscheinen, können allein aus der Einwirkung der die Pflanzen umgebenden Tierwelt begriffen werden. Aber noch mehr, es kann selbst der Gedanke, daß die Qualität der Exkrete in Bezug auf Geruch, Geschmack, Giftigkeit und folglich auch chemische Zusammensetzung, durch die auslesende Thätigkeit der Tierwelt beeinflußt werden muß, nicht von vornherein zurückgewiesen werden, da ja Variabilität der Pflanze ebensowohl in Bezug auf die Vorgänge des Stoffwechsels als auf die der Gestaltung angenommen werden darf. Ebenso gut wie der Mensch aus den unansehnlichen, wenig schmackhaften, wilden Obstsorten — ich erinnere hier bloß an die Birnen — eine Unzahl von feinen, verschieden duftenden Früchten gezüchtet hat, deren arombildende Bestandteile jedenfalls verschiedene chemische Zusammensetzung haben, ebenso gut, darf man annehmen, ist durch die auslesende Thätigkeit pflanzenfressender Tiere eine Steigerung der Eigenschaften der diesen unangenehmen oder schädlichen Inhaltsbestandteile der Pflanzen bewirkt worden. Nach dieser Auffassung sind also nicht nur viele äußere und innere Struktur-Eigentümlichkeiten der Vegetationsorgane der Pflanzen, sondern auch viele Erscheinungen des Stoffwechsels auf die Beeinflussung seitens der Tierwelt zurückzuführen. Die Pflanze, wie sie leibt und lebt, ist ein Produkt ihrer inneren Gestaltungskräfte und der auf sie einwirkenden äußeren Einflüsse, nicht nur der sie umgebenden anorganischen Natur, sondern auch der orga-

nischen Welt [1]). Stark wird sich der Einfluß speziell der Tierwelt hervorthun in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Vegetationsorgane in Ländern mit dürftigem Pflanzenwuchs und relativ reicher Tierwelt (Steppen, Wüsten); schwächer, oder besser gesagt, weniger deutlich hervortreten wird er in Gegenden mit durch die klimatischen Verhältnisse begünstigtem Pflanzenwuchs.

Unsre einheimischen Pflanzen sind den Ansprüchen der einheimischen Tierwelt gewachsen, sie vermögen die ihnen von den Tieren verursachten Verluste zu ersetzen. Wer dies nicht kann oder nicht konnte, ist oder war dem Untergang geweiht. Versetzen wir in Gedanken eine unsrer besseren Futterpflanzen in eine afrikanische Steppe oder Wüste, so unterliegt es keinem Zweifel, daß dieselbe, selbst wenn sie im Stande wäre das dortige Klima zu ertragen, binnen kurzem verschwinden würde, da die Schutzmittel, welche gegen unsre mehr verwöhnte Tierwelt ausreichend sind, dort nicht mehr genügen, um sie vor dem Untergang zu bewahren [2]).

Der umgekehrte Versuch — Versetzung einer den Pflanzen gefährlichen Tierart in Gegenden, welche dieselbe nicht kannten — ist leider schon wiederholt in großem Maßstabe durchgeführt worden. Bekannt ist der geradezu vernichtende Einfluß von Ziegen und Kaninchen auf die Flora gewisser Eilande. So ist das Verschwinden der so eigentümlichen ursprünglichen Vegetation von St. Helena durch die dort eingeführten Ziegen eingeleitet [3]) und erst später durch die Einführung andrer, für den Kampf ums Dasein besser ausgestatteter Gewächse vollzogen worden. Das vergleichende Studium der Florenbestandteile von Kontinenten und benachbarter, aber seit alter Zeit davon getrennter Inseln wird, in Bezug auf die ungleiche Ausrüstung verwandter Formen mit Schutzmitteln, manches interessante Ergebnis zu Tage fördern. Ohne Zweifel wird man auf solchen Inseln Formen finden, die analog den jetzt ausgestorbenen Riesenvögeln nur Dank dem Mangel an gewissen Tiergruppen ihre eigentümliche Organisation annehmen konnten. Gewächse, wie die mildsaftige Euphorbia balsamifera, die saftigen, rosettentragenden Echiumarten und noch

---

1) cf. Sachs. Vorlesungen, 2. Auflage, und Schimper. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena, 1888.

2) Vgl. Schimper l. c. p. 11.

3) Grisebach l. c. Bd. II, S. 520.

manche andre eigentümliche Bewohner der Canarischen Inseln, hätten sich auf dem benachbarten, tierreichen afrikanischen Kontinent unmöglich entfalten können, selbst wenn sie dort dieselben klimatischen Bedingungen gefunden hätten.

I. Wahl der Versuchstiere.

Die Aufgabe, welche ich mir gestellt habe, durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben, konnte aus nahe liegenden Gründen nur auf eine verhältnismäßig geringe Zahl von Pflanzen ausgedehnt werden. Vor allem auch handelte es sich darum, eine geeignete Auswahl unter den zu verwendenden Tieren zu treffen.

Stellt man sich die Frage, gegen welche Tiere die Pflanzen — und ich denke hier zunächst an unsre einheimischen Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume — ganz besonders mit Schutzmitteln versehen sein müssen, so denkt man zunächst an Tiere, die wie die Wiederkäuer und Nager durch ihre Größe oder wie gewisse Insekten durch ihr massenhaftes Auftreten imstande sind, in kurzer Zeit große Mengen von Pflanzensubstanz zu zerstören.

Die pflanzenfressenden Säugetiere habe ich nur nebenbei berücksichtigt, weil die Schutzmittel, durch welche viele Pflanzen gegen deren Angriffe geschützt sind, relativ am genauesten bekannt sind und ich nicht in der Lage war größere Versuchsreihen ausführen zu können.

Die augenfälligsten Verwüstungen werden in unseren Gegenden durch Insekten und deren Larven verursacht. Kulturpflanzen und wilde Gewächse werden nicht selten durch sie aufs ärgste geschädigt, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Vertreter dieser Tierklasse für sich allein mehr Pflanzensubstanz zerstören als alle anderen Tiere zusammen. Trotzdem glaube ich nicht, daß die Herbeiziehung dieser Tiergruppe am meisten geeignet sein dürfte, unser Verständnis der Schutzmittel der einheimischen Pflanzen zu fördern. In der That sind die Vegetationsorgane der Pflanzen meist schutzlos den Angriffen ihrer zahlreichen Feinde aus der Insektenklasse preisgegeben. Weder mechanische noch chemische Eigenschaften der Pflanzenteile sind imstande, der Zerstörung Einhalt zu thun, und gerade Erscheinungen dieser Art sind es,

welche Haberlandt ins Feld führt, wenn er die angebliche Nutzlosigkeit gewisser Schutzmittel (siehe weiter oben S. 559) beleuchten will.

Alle die von ihm angeführten Tiere gehören zu der biologischen Tiergruppe, die wir als Spezialisten bezeichnen wollen, weil sie auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluß aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen. Bei diesen Tieren mit reciproker Anpassung sind die Schutzmittel gegen omnivore Tiere nicht nur wirkungslos, sondern, wie weiter unten für einzelne Fälle gezeigt werden soll, geradezu Bedingung für die Annahme der Pflanzenteile, in welchen sie vorkommen. So auffällig auch die durch Spezialisten aus der Klasse der Insekten hervorgerufenen Verwüstungen sind, so führen sie doch nur selten zur Vernichtung ihrer Nährpflanzen. Bei Spezialisten, die auf eine einzige Nährpflanze angewiesen sind, würde ja der Untergang der Nährpflanze das Aussterben der Tierspezies mit sich ziehen. In solchen Fällen tritt von selbst, aus leicht einzusehenden Gründen, eine Regulierung des Verhältnisses zwischen Tier und Pflanze ein. Übrigens treten diese Tiere sowohl in räumlicher als in zeitlicher Beziehung nur sporadisch in großen Mengen auf, und gewöhnlich ist die Zeit, während welcher sie ihr Zerstörungswerk vollziehen, von relativ kurzer Dauer, so daß wenn, wie es häufig der Fall ist, die Freßzeit der Tiere in den Frühling fällt, die stark heimgesuchten Pflanzen nachher noch Zeit finden, ihre Verluste wenigstens teilweise zu ersetzen.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen gestatten uns bei unserer Fragestellung wenigstens vorläufig die Spezialisten außer Betracht zu lassen, oder doch nur nebenbei zu berücksichtigen. So wichtig aber anderseits die Herbeiziehung gewisser omnivorer Insekten (z. B. Engerlinge und andere Käferlarven, Heuschrecken u. s. w.) für diese Untersuchungen gewesen wäre, so mußte doch auf ausgedehntere Versuche mit solchen Tieren einstweilen verzichtet werden, weil eine ganz andere Tiergruppe sich schon nach wenigen Vorversuchen als die wichtigste herausgestellt und in Folge dessen alle Aufmerksamkeit in Anspruch genommen hat. Es sind dies die sowohl von dem Landwirt als von dem Gärtner so sehr und mit Recht gefürchteten Schnecken.

Die viele Zeit und Arbeit, welche auf das Verhalten dieser Tiere verwendet worden ist, glaube ich nicht ganz unnütz vergeudet zu haben. Man wird mir vielleicht einwenden, daß ich

bei der Behandlung dieser Fragen zu einseitig vorgegangen bin, ein Vorwurf, den ich gerne auf mich nehme, da mir dessen Richtigkeit bewußt ist. Aber da einmal ein ernster Anfang auf diesem Gebiet gemacht werden mußte, so sah ich einstweilen keinen anderen Ausweg, als eine Tiergruppe zu den Versuchen heranzuziehen, und es scheint mir, daß gerade, für unsre Gegenden wenigstens, die Schnecken[1]) geeignet sind, als Ausgangspunkt für ein weiteres Vorwärtsdringen auf diesem noch zu wenig durchforschten Gebiet zu dienen. Viele der bei der Beobachtung der Schnecken als Schutzmittel erkannten Einrichtungen werden sich mit mehr oder weniger großen Einschränkungen auch als Schutzmittel gegen andere omnivore Tiere herausstellen. Eine Anzahl von Versuchen in dieser Richtung sind den mit Schnecken ausgeführten Experimenten angereiht worden.

Viele Schneckenarten verlassen ihre Schlupfwinkel nach dem ersten warmen Frühlingsregen und beginnen sofort ihr Zerstörungswerk, welches sich auf die verschiedensten Pflanzen erstreckt und bis in den Herbst hinein fortdauert. Auch dann wenn viele unserer Landschnecken sich bereits wieder in ihre Schlupfwinkel verkrochen haben, setzen andere Arten z. B. Limax agrestis, Arion hortensis, sowie einige kleine Helixarten ihre Thätigkeit bis tief in den Winter hinein und in milden Wintern die ganze kalte Jahreszeit hindurch fort.

Zu den Fütterungs-Versuchen wurden vorwiegend einige der in der Umgegend von Jena durch ihre Größe oder Häufigkeit hervortretende Arten gewählt. Es sind dies folgende Spezies.

Nacktschnecken: Arion empiricorum, A. hortensis, A. subfuscus. Limax agrestis, L. cereus, L. maximus (cinereo-niger).

Gehäuseschnecken: Helix pomatia, H. hortensis, H. nemoralis, H. arbustorum, H. fruticum.

II. Einteilung der Schnecken in Omnivoren und Spezialisten.

Von großer Wichtigkeit für unsere Untersuchungen ist die Einteilung der Schnecken in Omnivoren und Spezialisten.

---

1) Herrn Dr. WIEGMANN in Jena, welcher die Güte gehabt hat, mir bei meinen Untersuchungen mit seinem Rat beizustehen und mich auf manche Eigentümlichkeiten der Schnecken aufmerksam gemacht hat, spreche ich hier meinen verbindlichsten Dank aus.

Von den aufgezählten Arten sind Spezialisten: Limax maximus, L. cereus und Arion subfuscus, welche sich hauptsächlich von Pilzen ernähren; alle andern sind omnivor. Die omnivoren Schnecken fressen mit Vorliebe süße Pflanzenteile, Früchte, Wurzeln, z. B. besonders gern die der Möhre (Daucus carota); auch Fleischkost wird von Limax agrestis und Arion empiricorum gern genossen, wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen, was ich bei den Helixarten nie beobachtet habe. Da sämtliche omnivoren Arten in der Natur nur selten die ihnen zusagende Nahrung finden, so machen sie sich, durch die Not gedrungen, an die verschiedensten Pflanzen heran, die ihnen aus diesen oder jenen Gründen nicht sympathisch sind. Von solchen Pflanzen oder Pflanzenteilen werden dann immer nur geringe Mengen aufgenommen, kleine Bruchteile der Massen, die sie von zusagenden Speisen vertilgen. Ganz anders als die omnivoren Schnecken, welche alle Pflanzenteile verzehren, welche weder zu hart, noch durch besondere Geschmackseigenschaften ausgezeichnet sind, verhalten sich die Spezialisten, von denen ich besonders den grossen Limax maximus genauer untersucht habe. Diese Schnecke[1]), obwohl sie sich in der

---

1) Das Vorhandensein des Geruchssinnes bei Landschnecken wird, obwohl es namentlich von Moquin-Tandon (Annales des scienc. nat. Zool. 1851, XV) durch verschiedene Versuche erwiesen worden ist, auch heute noch von manchen Zoologen angezweifelt. Es mag daher gestattet sein, hier einige Beobachtungen einzuschalten, welche zeigen, dafs diese Tiere durch den Geruchssinn zur Auffindung ihrer Beute gebracht werden.

Wird ein Exemplar von Limax auf eine befeuchtete Tischplatte gelegt und sanft in horizontaler Richtung angehaucht, so wird das Tier, vorausgesetzt dafs die Luftbewegung nicht zu stark ist, nicht weiter durch das Anhauchen affiziert. Bringt man aber zwischen sich und das Tier einen Fruchtkörper eines Pilzes (z. B. Peziza vesiculosa), so dafs die nach dem Tier hin bewegte Luft über den Pilz streift, so sieht man wie die Schnecke sofort ihr Verhalten ändert. Sie mag z. B. den Kopf vom Experimentator abgewendet haben; bald richtet sie denselben auf um die grofsen Tentakeln hin und her zu bewegen; nicht lange und das Tier wendet den Vorderkörper um und steuert, wenn man weiter bläst, direkt auf den Pilz los. Erst in allernächster Nähe von diesem kommt, wie man leicht beobachten kann, der Gesichtssinn zur Geltung. Wird nämlich, wenn das Tier schon vielleicht nur noch ein Centimeter vom Pilz entfernt ist, nunmehr von der entgegengesetzten Seite, dasselbe über eine

Gefangenschaft auch an andere Pflanzen heranmacht, scheint sich im Freien ausschließlich von Pilzen zu ernähren, denn im Koth aller untersuchten Exemplare fand ich nur mehr oder weniger verdaute Pilzhyphen und unverdaute Pilzsporen, im Juni diejenigen von Peziza macrocalyx, welche in diesem Monat in den Kiefernwäldern der Umgegend Jenas besonders häufig ist. Ebenfalls von Pilzen leben die kleineren Nacktschnecken Arion subfuscus und Limax cereus.

Recht lehrreich und das verschiedene Verhalten von Omnivoren und Spezialisten in anschaulicher Weise erläuternd sind vergleichende Fütterungsversuche, in welchen Schnecken der beiden Gruppen Fragmente von Pilzen vorgelegt wurden, die einen ganz frisch und lebendig, die andern nach vorheriger Behandlung mit Alkohol; diese letzteren Stücke werde ich hier, wie auch in der Folge, immer einfach mit dem Ausdruck ausgelaugt bezeichnen. Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden meist einige Zeit in Alkohol gekocht, darauf an der Luft bis zum Verschwinden jeder Spur des Alkoholgeruchs getrocknet und nachher in Wasser zum Aufquellen gebracht. Bei den Versuchen wurden von jeder Tierart einige Exemplare zusammen in je eine mit einer Glasplatte zugedeckte Krystallisirschale gebracht und von den ausgelaugten und frischen Pilzen gleich große Fragmente hineingelegt.

Versuch.

Versuchstiere: Helix hortensis, fruticum, arbustorum, pomatia, Arion empiricorum, Limax agrestis (alles omnivore Tiere) und Limax maximus (spezialist). Versuchszeit: Juni.

Fütterungsobjekte: frische und ausgelaugte Fragmente von Peziza vesiculosa.

Alle omnivoren Arten fraßen entweder nichts oder nur sehr wenig von dem frischen Pilz, während die ausgelaugten Stücke schon nach kurzer Zeit verschlungen waren. Im Gegen-

---

viel weiter entfernte Peziza angehaucht, so sieht man häufig das Tier noch umkehren und den näher liegenden Gegenstand, den es offenbar noch nicht mit dem Gesichtssinn erkannt hat, für den weiteren zu verlassen, dessen Gegenwart durch den Geruchssinn verraten wird. Erst wenn das Tier in die nächste Nähe des Pilzes gekommen ist, läfst es sich nicht mehr in der angegebenen Weise von seiner Beute weglocken.

satze hierzu fraß Limax maximus die frischen Stücke begierig auf und ließ die ausgelaugten Stücke zunächst ganz unberührt.

Ganz dieselben Resultate ergab eine mit denselben Tierarten durchgeführte Versuchsreihe, in welcher frische und ausgelaugte Fragmente von Morchella esculenta zur Anwendung gekommen waren.

Limax cereus (Oktober) fraß an frischen Hüten von Boletus edulis, Amanita muscaria und Amanita phalloides und ließ gleichzeitig ausgelaugte Stücke derselben Pilze unberührt, während Helix nemoralis bloß die ausgelaugten Fragmente verzehrte. Ganz analoge Resultate ergaben mehrere in den Alpen mit Arion subfuscus ausgeführte Versuche. Die Tiere fraßen begierig die frischen Pilze (Boletusarten) und ließen die ausgelaugten Stücke vorläufig unberührt.

Omnivoren und Spezialisten verhalten sich also den angewendeten Pilzen gegenüber diametral verschieden. Einerseits halten gewisse in Alkohol lösliche Bestandteile die omnivoren Arten vom Genuß der Pilze ab; anderseits bilden ebenfalls in Alkohol lösliche Substanzen ein, wenn auch nicht absolut notwendiges, so doch sehr gesuchtes Ingredienz der Nahrung der Spezialisten. Ob es dieselben chemischen Substanzen sind, welche die omnivoren Schnecken abstoßen, die Spezialisten dagegen anziehen, geht aus dem mitgeteilten Versuche nicht mit Sicherheit hervor, hat aber vieles für sich.

So groß auch die Vorliebe der Spezialisten für Pilze ist, so verschmähen sie doch in der Not nicht mancherlei andere Kost. Verschiedene Pflanzen, seien nun dieselben für die omnivoren Schnecken passende oder unpassende Nahrung, werden von ihnen, allerdings nur in geringen Quantitäten, gefressen.

Viel strenger spezialisiert sind die Raupen vieler Schmetterlinge. Ein jeder, der sich mit der Zucht dieser Tiere befaßt hat, weiß wie außerordentlich empfindlich dieselben in Bezug auf die Qualität ihrer Nahrung sind und daß viele Arten lieber des Hungertodes sterben, als daß sie eine von ihrer Leibspeise verschiedene Nahrung anrührten. Ausgelaugte Triebe von Euphorbia cyparissias sagen der Raupe von Sphinx euphorbiae nicht zu; desgleichen lassen Raupen des Tagpfauenauges (Vanessa io) ausgelaugte Sprosse ihrer Nährpflanze (Urtica dioïca) unberührt. Zerriebene Stengel und Blätter der Brennessel gefallen ihnen schon besser, werden aber auch nur schwach benagt. Die Raupen der in Gespinnsten an den Zweigen von Evonymus

europaea lebenden Hyponomeuta evonymella machen sich erst nach längerem Hungern an die ausgelaugten Blätter ihrer Nährpflanze heran. Desgleichen verschmähen die Raupen von Bombyx chrysorhoea fast vollständig ausgelaugte Blätter der Eiche, einer der Nährpflanzen dieser Tiere. Zerstampfte Blätter werden dagegen gern gefressen, desgleichen auch ausgelaugte Blätter nach vorheriger Durchtränkung mit dem aus frischen Eichenblättern ausgepreßten Saft.

Bei diesen Tieren geht also die Spezialisierung viel weiter als bei den Pilzschnecken, welche, soweit ich beobachtet habe, sich von den verschiedensten eßbaren und giftigen Schwämmen ernähren [1]). Nicht alle Raupen sind übrigens so streng spezialisiert, sondern, wie mir scheint, besonders diejenigen Arten, welche von Pflanzen mit durchaus eigentümlicher Säftebeschaffenheit leben. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß mit der Anpassung an Giftpflanzen wie Euphorbia, Nerium u. s. w. tiefgreifende Änderungen der Organisation verknüpft sind, wodurch diese Tiere die Fähigkeit verloren haben, sich von Pflanzen mit mehr indifferenter Säftebeschaffenheit zu ernähren.

III. Gefrässigkeit der Schnecken.

Obwohl die Gefrässigkeit der Schnecken genügend bekannt ist, dürfte es nicht ohne Interesse sein festzustellen welche Menge von Pflanzensubstanz diese Tiere unter Umständen zu vertilgen vermögen; namentlich ist für uns von Wichtigkeit, das Verhalten frisch draußen eingesammelter Tiere kennen zu lernen und mit demjenigen von in Gefangenschaft ausgehungerten Exemplaren zu vergleichen. Hierbei stellt sich fast immer heraus, daß die omnivoren Arten sich in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustande befinden, selbst dann, wenn ihnen durch feuchte Witterung günstige Bedingungen für die Nahrungsaufnahme geboten gewesen sind. Bekommen solche Tiere eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Freßthätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort. Hat man eine Anzahl dieser Tiere im Zimmer, so hört man oft vom Abend bis zum Morgen das Geräusch, welches die mit spitzen Zähnchen besetzte Radula beim Abraspeln der Pflanzenteile verursacht.

1) Peziza badia Pers. wird jedoch, wie ich jüngst gefunden habe, nur ungern von Limax maximus gefressen.

Versuche.

Vier frisch eingesammelte Weinbergschnecken fraßen im Zeitraum der ersten 24 Stunden von Kartoffelscheiben 1.6 Gramm pro Stück (circa den 13. Teil des Gewichts des Tieres inklusive Schale) [1]; in den darauffolgenden 24 Stunden nur noch 0,6 Gramm.

Etwas stärkere Tiere fraßen von einer frischen Wurzel von Daucus carota in den ersten 24 Stunden je $1^1/_2$ Gramm pro Kopf; am folgenden Tag nur noch $^3/_4$ Gramm und ebensoviel am dritten Tag.

Exemplare von Helix hortensis verzehrten am ersten Tag ungefähr 1 Dezigramm (Möhrenwurzel, Salatblätter) pro Kopf, ungefähr den 17. Teil ihres Körpergewichts (samt Schale); am darauf folgenden Tag war kaum eine Gewichtsabnahme der Pflanzenteile zu beobachten.

Frisch draußen gelesene Exemplare von Arion empiricorum verschlangen am ersten Tag (in 24 Stunden) je $4^1/_2$ Gramm Kartoffelsubstanz (beinahe den vierten Teil ihres Körpergewichts), am folgenden Tag nur noch 2,6 Gramm.

Zehn Stück der kleinen Ackernacktschnecke (Limax agrestis) vertilgten am ersten Tag von einem jungen Kürbis, welcher in Scheiben geschnitten ihnen dargeboten worden war, 0,15 Gramm pro Stück (beinahe den dritten Teil ihres Körpergewichts); am folgenden Tag nur noch 0,05 und tags darauf noch weniger.

Alle diese Tiere befanden sich also draußen in mehr oder weniger hungrigem Zustande, obwohl sie im Garten, an pflanzenreichen Wiesengräben oder im Walde bei feuchter Witterung und in der guten Jahreszeit aufgelesen worden waren. Nur selten nämlich wird es diesen Tieren im Freien gelingen ihren Hunger vollständig zu stillen, da die wild wachsenden Pflanzen in ihrem Bereich ihnen entweder nicht behagen wegen der Säftebeschaffenheit oder, entgegengesetzten Falles, aus mechanischen Ursachen ihnen schwer zugänglich sind. So wird man denn auch ganz andere Resultate erhalten, wenn man die Schnecken nicht mit mildsaftigen, zarten Teilen von Kulturpflanzen (Möhren, Kartoffeln, Kürbis, Obst, Salat, Kohlblätter u. s. w.), sondern mit Pflanzen ihrer Heimatsstandorte füttert.

---

1) Bei hochgradiger Aushungerung nach dreiwöchentlichem Fasten sah Yung (Contribution à l'histoire physiologique de l'escargot. Brüssel 1887) Weinbergschnecken schon in drei Stunden den achten Teil ihres Körpergewichts an Kohlblättern in sich aufnehmen.

Die Gartenschnecke Helix hortensis sieht man im Sommer bei Regenwetter in Gärten und Hecken mit Vorliebe die Blätter von Corylus benagen. Zehn dieser Tiere, welche in eine Krystallisierschale mit jungen Haselnußzweigen zusammengebracht worden waren, hatten auch nach zwei Tagen nur spärliche Löcher in die Blätter gefressen, so daß kaum eine Gewichtsabnahme zu konstatieren war, während, wie wir gesehen haben, diese Tiere von den ihnen zusagenden Möhrenwurzeln und Salatblättern am ersten Tag ungefähr ein Dezigramm pro Stück verzehren. Ähnlich verhält sich den Corylusblättern gegenüber die viel weniger delikate Weinbergsschnecke. Dieses Tier verursacht, wie bekannt, im Frühjahr oft beträchtlichen Schaden in den Weinbergen durch Benagung der jungen Triebe und Blätter. Hieraus aber schließen zu wollen, daß die Blätter und Triebe des Weinstocks, so lange sie jung sind, eine der Helix pomatia besonders zusagende Speise bilden, wäre durchaus verfehlt. In der Gefangenschaft gehen die Tiere an diese Pflanzenteile nur in Ermangelung eines Besseren heran und fressen auch dann nur relativ wenig davon, während sie dieselben Blätter, nach vorheriger Auslaugung mit Alkohol, obwohl sie auch dann noch geschützt sind (siehe Capitel Rhaphiden), in größerem Maßstab verzehren.

Gerade wie mit den Blättern des Weinstocks verhält es sich auch mit den jungen Blättern der Erdbeerpflanzen, welche im Frühjahr oft sehr von der Weinbergschnecke zu leiden haben. Selbst die jüngsten zartesten Blätter dieser Pflanze werden nur notgedrungen von den draußen fast immer hungrigen Tieren angegriffen.

Wenn nun schon Pflanzen, trotzdem sie diesen Tieren wenig behagen, erheblich geschädigt werden können, so leuchtet ohne weiteres ein, daß sie ohne ihre Schutzmittel gegen die Schnecken gar nicht existenzfähig wären. Wenn auch diese Tiere in unseren Ländern nur selten durch ihr massenhaftes Auftreten auffallen, so ist doch nicht zu vergessen, daß sie in ihren zahlreichen Arten über alle Standorte unserer Flora verbreitet und unter günstigen Umständen überall in einzelnen Exemplaren anzutreffen sind.

Yung hat in der Umgegend von Genf in einem Tage auf einer Fläche von einem Quadratkilometer bis 1200 Exemplare von Helix pomatia gesammelt. Ganz außerordentlich häufig ist dieses Tier auch an den Abhängen der Muschelkalkberge der Umgegend Jena's, so daß auf wenig Quadratmetern immer wenigstens ein Exemplar zu finden ist. In welchen Mengen Helix hortensis, Arion

empiricorum und besonders aber Limax agrestis unter Umständen auftreten, ist jedermann bekannt, zugleich auch, daß auf kalkhaltigem Boden die Zahl der Schnecken viel größer ist als auf kalkfreier Unterlage, wo aber immer wenigstens einige Nacktschnecken in großer Individuenzahl auftreten.

Wie in Mitteldeutschland, so verhält es sich im übrigen Mitteleuropa, mit Ausnahme der höheren Gebirge, wo die Schnecken an Individuen- und Artenzahl bedeutend zurücktreten. Einen gewaltigen Reichtum an diesen Tieren bietet das Mittelmeergebiet, wo sie vom Meeresstrand bis zu den Gebirgen hinauf oft in Mengen vorkommen, wovon man bei uns keine Vorstellung hat. In der Nähe von Algier fand ich am Meeresstrand die abgestorbenen Stengel vorjähriger Pflanzen dicht mit Gehäuseschnecken bedeckt. In den Ruinen von Lambesis, am nördlichen Fuß des Auresgebirges bei einer Meereshöhe von circa 1100 Metern, war an einer für solche Tiere allerdings besonders günstigen, an Schlupfwinkeln reichen Stelle eine solche Masse von diesen Tieren vorhanden, daß ich auf einem Quadratmeter über 150 Stück einer Helix von der Größe unserer H. hortensis auflesen konnte. Auch am Rande der Algerischen Sahara bei El Kantara lockte ein warmer Gewitterregen zahlreiche Gehäuseschnecken aus ihren Verstecken hervor.

Nicht anders scheint es in anderen trockenen Gegenden der wärmeren Erdteile zu sein. In New-Sudwales richtet[1]) eine Nacktschnecke manche Gärten gänzlich zu Grunde. Nach DARWIN[2]) sind fast alle und auch die abgelegensten ozeanischen Inseln von Landschnecken bewohnt. Nur in den Tropen scheint ihre Bedeutung gering zu sein, hier treten andere Tiere, namentlich gewisse Ameisen, in den Vordergrund[3]).

In Bezug auf den Mechanismus des Fressens, die Beschaffenheit der Freßwerkzeuge und die Verdauungsvorgänge verweise ich auf die zoologische Litteratur, insbesondere auf die vor Kurzem erschienenen „Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (Helix pomatia) par EMILE YUNG, Brüssel

1) JOHNSTON, G. Einleitung in die Konchyliologie. Herausgegeben von BRONN. Stuttgart, 1853, S. 11.

2) Entstehung der Arten, Kap. XII.

3) Vgl. die soeben erschienene Arbeit von SCHIMPER, wo auch die Litteratur über diesen Gegenstand zu finden ist: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

1887.“ In dieser interessanten Abhandlung weist der Verfasser unter anderem auch auf die unvollständige Verdauung bei diesem Tiere hin. Nur ein geringer Teil der aufgenommenen Pflanzenteile wird ausgenutzt; die Zellen und ihre Inhaltsbestandteile sind oft kaum verändert. Die Stärke scheint mir namentlich ganz unverdaut durch die Tiere zu gehen. Selbst wenn man dieselben nur wenige Male eine Kartoffelscheibe abraspeln läßt, so findet man (bei Helix pomatia, Arion empiricorum) die wenigen aufgenommenen im Koth leicht auffindbaren Körner ganz unverändert, ohne Spur von Corrosion, wieder. Wenn hie und da (bei Limax agrestis z. B.) die Schichtung etwas deutlicher geworden ist, so kann dies auf den beim Abraspeln stattfindenden mechanischen Eingriffen seitens der Zähnchen der Radula beruhen [1]).

Bei einer als Arion melanocephalus bezeichneten Jugendform von A. empiricorum, die ich am Inselsberg im Thüringerwald bei 800 M. ü. M. flechtenabweidend an alten Buchenstämmen fand, gingen der größte Teil der Flechten-Gonidien (Parmelia pulverulenta, Lecanora albella), sowie auch freilebende Zellen von Pleurococcus vulgaris, Chroolepus unverdaut durch das Tier. Auch lebende Fragmente von Moosprotonemen und Moosblättern wurden hie und da in den Dejekten dieser Schnecke gefunden.

Weniger auffallend und mit anderen bekannten Erscheinungen übereinstimmend ist die Thatsache, daß Pilzsporen (von Asco- und Basidiomyceten) durch den Darm sowohl der Omnivoren als der Spezialisten hindurchgehen. Die Sporen von Morchella esculenta fand ich massenhaft keimend in den Dejekten verschiedener damit gefütterter Schnecken.

IV. Verhalten der Schnecken im Freien.

Um uns einen Begriff von der Thätigkeit der Schnecken zu bilden und zugleich leitende Gesichtspunkte für die Versuchsanstellung zu gewinnen, ist es zweckmäßig im Freien das Verhalten der Tiere gegenüber der sie umgebenden Pflanzenwelt zu beobachten.

---

1) Nach Yung (l. c.) wird Stärkekleister leicht durch die Darmsekrete von H. pomatia verdaut, weniger leicht (erst nach mehreren Stunden) unveränderte Stärke, welche letztere Angabe allerdings mit den hier mitgeteilten Beobachtungen über die Unverdaulichkeit der Stärke nicht übereinstimmt.

An einem mit verschiedenen Kräutern und Sträuchern bewachsenen lebenden Zaun in der Umgebung Jena's waren am Abend nach einem warmen Regentage gegen Ende April zahlreiche Helices in lebhafter Bewegung und Nahrungsaufnahme begriffen. Genauer beobachtet wurden bloß die daselbst in stattlicher Individuenzahl vorhandenen Arten: Helix hortensis, fruticum, arbustorum, pomatia.

Für die an diesem Standort am häufigsten vorkommende H. hortensis wurde festgestellt, daß auf 18 beim Fressen genauer beobachtete Exemplare nur zwei lebende Pflanzen angegriffen hatten. Das eine benagte ein Blatt von Viola odorata, das andere ein Blatt von Galium aparine. Die übrigen Individuen fraßen an toten vorjährigen Stengeln oder Blättern und an den am Boden umherliegenden, bereits in Verwesung begriffenen männlichen Kätzchen benachbarter Pappeln.

Von acht Exemplaren der weniger häufigen Helix fruticum hatte bloß eins einen lebenden Pflanzenteil — ein junges Grasblatt — angegriffen; alle übrigen nagten an toten Pflanzenteilen.

Von Helix arbustorum fraßen von 18 beobachteten Exemplaren zwei an Chaerophyllum temulum, zwei an Sysimbrium alliaria, je eins an Geum urbanum, Ballota nigra, Aegopodium podagraria und eins an einem noch jungen, eben in Entfaltung begriffenen Gramineenblatt; alle anderen waren an toten Pflanzenteilen beschäftigt.

Diese Tiere nähren sich also hauptsächlich von abgestorbenen Pflanzenteilen und fressen nur hie und da ein frisches Blättchen der in ihrem Bereich wildwachsenden Pflanzen an. So zahlreich die Tiere auch an besagter Stelle vorhanden waren — es hätten ohne Mühe hunderte von Exemplaren in dem etwa 50 Meter langen Zaun aufgelesen werden können, — so war doch die Zahl der angebissenen und durchlöcherten Blätter im Verhältnis zur Zahl der Tiere äußerst gering.

Viel größeren Schaden verursachte dagegen die an dem betreffenden Orte allerdings seltenere Helix pomatia, die ich — genauere Zählungen wurden hier nicht ausgeführt — fast ausschließlich lebende Pflanzenteile zerstören sah: Achillaea millefolium, Galium aparine, Urtica dioica und besonders Chaerophyllum temulum.

Den Pflanzen noch gefährlicher als die Weinbergschnecke sind die beiden Nacktschnecken Limax agrestis und Arion

empiricorum, welche nur eine geringe Anzahl von Pflanzen verschonen.

Die verschieden hohe Empfindlichkeit der erwähnten Schneckenarten gegen die in den Pflanzen enthaltenen Schutzmittel kann durch folgende Versuchsreihe illustriert werden, in welcher von jeder Art mehrere Exemplare zur Verwendung kamen.

Die ausgehungerten Tiere (Helix hortensis, pomatia, Arion empiricorum, Limax agrestis), bekamen junge Blätter folgender Pflanzen, die alle durch scharf ausgeprägten Geschmack ausgezeichnet sind: Allium fistulosum, Rumex scutatus, Euphorbia lathyris, Ranunculus sceleratus, Cochlearia armoracia, Tropaeolum majus, Saxifraga crassifolia (junges Blatt), Gentiana cruciata. Am folgenden Tag wurden die Blätter untersucht und es zeigte sich, daß Limax agrestis die Blätter sämmtlicher Pflanzen, die Saxifraga ausgenommen, mehr oder weniger benagt hatte. Noch weniger empfindlich ist Arion, welcher ebenfalls nur die Saxifraga ganz verschonte. Helix pomatia hatte die Euphorbia am stärksten beschädigt, weniger Tropaeolum; Saxifraga blieb ebenfalls unberührt, die anderen Blätter waren kaum angetastet. In der Krystallisierschale, welche Helix hortensis enthielt, waren nur Tropaeolum und Euphorbia etwas angebissen, alles andere unberührt.

Auf Grund dieser Versuchsergebnisse und anderer Wahrnehmungen können wir für die erwähnten Schnecken folgende Stufenreihe der Empfindlichkeit — bezw. Gefährlichkeit für die Pflanzen — aufstellen.

Arion empiricorum und Limax agrestis, Helix pomatia, Helix hortensis. Von den bei dieser Versuchsreihe nicht berücksichtigten Arten H. fruticum und H. arbustorum verhält sich die erstere ungefähr wie H. hortensis; die letztere würde zwischen pomatia und hortensis, aber sehr nahe bei pomatia einzuschalten sein. Kleinere Helixarten, wie H. lapicida, ferner Clausilien, Bulimus detritus sind ebenso harmlos oder noch harmloser als H. hortensis. Sie fressen mit Vorliebe abgestorbene Pflanzenteile und machen sich nur in der Not an lebende Blätter heran. Die Clausilien benagen allerdings mit Vorliebe Kalksteine, die mit Algen und Flechtenüberzügen bedeckt sind.

Von den eingehender berücksichtigten Formen sind es also die beiden Nacktschnecken, welche der Pflanzenwelt am meisten

verderblich würden, wenn nicht noch andere Momente als die berücksichtigten in Betracht kämen. Während die durch ihr Gehäuse vor dem Vertrocknen geschützten Helixarten auch bei relativ trockenem Wetter allabendlich auf Raub ausgehen und ihr Zerstörungswerk vollziehen, sind die auf nasses Wetter angewiesenen Nacktschnecken viel seltener in der Lage dies zu thun, und so wird, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, ihre Schädlichkeit vermindert.

Die Thatsache, daß viele Helixarten sich vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren, habe ich auch wiederholt auf einer in den Monaten März und April 1887 ausgeführten Reise nach Algerien bestätigen können.

So fand ich in der Nähe der Stadt Algier am Meeresstrand eine nicht näher bestimmte Euphorbia, vom Habitus unserer Euphorbia Gerardiana, deren junge Triebe soeben in voller Entfaltung begriffen waren. Die vorjährigen, abgestorbenen Triebe dieser Pflanze waren an dem warmen Regentage dicht mit kleinen Schnecken (Helix- und Bulimusarten) bedeckt, welche die Rinde der toten Stengel emsig benagten. An den frischen Trieben fanden sich wohl auch einige wenige dieser Tiere, von Schneckenfraß war aber nichts zu entdecken. In den Ruinen von Lambesis (1100 M. ü. M.) sah ich die dort äußerst zahlreichen Gehäuseschnecken fast ausschließlich vorjährige Pflanzenleichen benagen, während der reiche Kräuterflor kaum Spuren von Schneckenfraß erkennen ließ.

Auch weiter südlich, in der Umgebung von El Kantara, konnten, auch nach warmem Regen, nur selten an lebenden Pflanzen fressende Schnecken angetroffen werden, so häufig diese Tiere dort auch waren. In jedem Busch des unangenehm riechenden, von Schafen und Ziegen durchaus verschonten Peganum harmala waren mehrere große Helices beschäftigt die durch den Regen aufgeweichte Rinde der vorjährigen Stengel abzunagen, während die frischen Triebe keine Spur von Schneckenfraß verrieten.

Obwohl ich mir auf Grund dieser und anderer gelegentlicher Beobachtungen kein definitives Urteil zu fällen erlaube, so scheint mir doch, daß in den erwähnten Gegenden Nordafrika's die dort heimischen Pflanzen besser gegen die sie umgebenden Schnecken geschützt sind als dies für unsere heimische Flora der Fall ist. Nach mündlichen Mitteilungen, die ich Herrn Trabut, Professor an der école de médecine in Algier verdanke, ist es im dortigen

botanischen Garten außerordentlich schwierig, viele nicht dort einheimische Pflanzen im Freien aus Samen zu ziehen, da der größte Teil immer von den außerordentlich häufigen Schnecken vertilgt wird. Es scheint mir also der Grund des Verschontbleibens der nordafrikanischen Pflanzen nicht etwa auf eine größere Empfindlichkeit der Schnecken, sondern auf die bessere Ausrüstung der dort einheimischen Pflanzen zurückzuführen zu sein.

Unsere Süßwasserschnecken (Lymnaeus, Planorbis, Paludinaarten) verhalten sich im wesentlichen den zarteren Helixarten gleich. Die Schnelligkeit, mit welcher diese Tiere die Glaswände der Aquarien von dem Algenüberzug reinigen, ist sattsam bekannt und in ganz derselben Weise säubern sie auch die untergetauchten Teile der Wasserpflanzen. So lange ihnen noch Algen oder abgestorbene Blätter zur Verfügung stehen, lassen sie die lebenden Teile unberührt, so dass sie mit Erfolg benutzt werden können um die Blätter zarter Pflanzen, denen der Algenüberzug schädlich ist, von demselben zu befreien.

Stein [1]) hat dieses Verfahren mit Erfolg zur Reinhaltung der Kulturen von Ouvirandra fenestralis angewandt. Ist aber der Algenüberzug erschöpft und fehlen abgestorbene oder absterbende Blätter, so machen sich die gefräßigen Tiere auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen, zerstört werden.

Man könnte aus der Thatsache, daß viele Schnecken sich ganz vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren und den lebenden Pflanzen keinen oder nur geringen Schaden zufügen, vielleicht folgern wollen, daß die weiter oben in den Vordergrund gestellte Wichtigkeit und Notwendigkeit des Schutzes der Pflanzen gegen Schneckenfraß mindestens stark übertrieben sei. Dem ist nun nicht so; im Gegenteil geht aus diesen Thatsachen die Notwendigkeit des Schutzes mit Evidenz hervor. Die schwächeren Helices verzehren tote Pflanzenreste mit Vorliebe, nicht etwa weil sie ihnen eine reichere Nahrung bieten, sondern weil gewisse Substanzen, welche ihnen die lebenden Teile ungenießbar oder schwer genießbar machten, aus den abgestorbenen Geweben entweder ganz verschwunden oder in denselben doch nur noch in geringeren Mengen enthalten sind. Bewiesen wird dies durch die folgenden vergleichenden Fütterungsversuche.

---

1) Gartenflora 1886.

V. Einleitende Versuche.

Wir beginnen unsere Versuche mit glatten oder doch nur mit weichen Haaren versehenen Pflanzen, die wir den frisch eingesammelten Tieren vorlegen, und zwar wenden wir Pflanzen an, die an den von den Schnecken bewohnten Standorten vorkommen. Von jeder Pflanze wird ein Blatt in frischem Zustande, ein anderes, nachdem es mit Alkohol extrahirt und nachher in Wasser aufgeweicht worden ist, den Tieren vorgelegt. Von der großen Helix pomatia werden 2—3 Stück in eine Krystallisierschale gebracht, von den kleineren Arten eine größere Anzahl Individuen.

In einer ersten Versuchsreihe, welche Ende April und im Mai ausgeführt wurde, kamen folgende Pflanzen zur Anwendung:

Ranunculus ficaria, R. repens, Corydalis cava, Chelidonium majus, Saponaria officinalis, Sedum maximum, Aegopodium podagraria, Adoxa moschatellina, Leontodon taraxacum und Keimpflanzen von Fraxinus excelsior.

Helix hortensis. Nach 24 Stunden waren die lebenden Blätter der erwähnten Pflanzen noch unberührt oder doch nur schwach benagt, so z. B. diejenigen von Sedum maximum, Taraxacum, Adoxa. Die daneben liegenden, mit Alkohol behandelten Blätter waren dagegen nach derselben Zeit vollständig oder bis auf wenige Reste aufgefressen worden. Für Ran. ficaria, Saponaria und die Eschenkeimlinge war allerdings dies erst der Fall, nachdem die Blätter mit kochendem Alkohol behandelt worden waren, eine Erscheinung die sich auch in einigen anderen Versuchen wiederholte.

Helix fruticum. Von den frischen Blättern der zehn Pflanzen waren nach 24 Stunden nur zwei schwach benagt (Sedum maximum und Leontodon), alle anderen unberührt. Die ausgelaugten waren dagegen über Nacht verschwunden.

Helix arbustorum. Diese Art ist den lebenden Pflanzen schon weit gefährlicher. Unberührt blieben bloß die lebenden Blätter von Corydalis cava, Chelidonium, Adoxa, Fraxinus. Die der anderen Arten waren mehr oder weniger zerbissen, doch immer in weit geringerem Maße als die ausgelaugten, welche in kurzer Zeit vertilgt worden waren.

Helix pomatia. Wie schon die Beobachtung im Freien und einige Versuche gezeigt haben, greift die Weinbergschnecke viele Pflanzenarten an, die von den kleineren Formen verschont

bleiben oder von denselben nur wenig zu leiden haben. Unberührt oder doch nur wenig verletzt waren nach 24 Stunden die lebenden Blätter von Ranunculus repens und R. ficaria, Corydalis, Saponaria, Adoxa, Fraxinus; stärker beschädigt oder auch ganz gefressen waren die Blätter der übrigen Pflanzen. In sehr viel kürzerer Frist waren aber auch hier wieder sämtliche, mit Alkohol behandelten Blätter gefressen worden.

Die von den Gärtnern und Landwirten so sehr gefürchtete kleine graue Nacktschnecke (Limax agrestis) fraß die ausgelaugten Blätter auf, ließ unberührt Ranunculus repens, Chelidonium, Saponaria, Sedum, Fraxinus, benagte etwas Ran. ficaria, Aegopodium, Adoxa und fraß gleichmäßig an den frischen wie an den ausgelaugten Blättern von Taraxacum und Corydalis[1]).

Wesentlich dieselben Resultate ergaben Versuche mit Arion empiricorum.

Wenn auch die Straffheit der Blätter durch den Auslaugungsprozeß um etwas vermindert wird, so ist doch das verschiedene Verhalten der Schnecken gegenüber frischen und ausgelaugten Blättern nicht etwa auf solche Differenzen, sondern auf das Vorhandensein von in Alkohol bezw. Wasser löslichen Substanzen zurückzuführen.

In sehr anschaulicher Weise illustriert wird dies durch die Thatsache, daß die Säfte vieler Pflanzen, welche im frischen Zustande von den Schnecken verschmäht werden, schon bei bloßer Berührung der empfindlichen Körperoberfläche der Tiere bei denselben schmerzhafte Empfindungen hervorrufen.

Läßt man einen Wassertropfen auf eine ruhende oder lebhaft umherkriechende Weinberg- oder Gartenschnecke fallen, so reagirt das Tier entweder gar nicht oder bloß durch Einziehen der Tentakeln, welche bald wieder ausgestreckt werden. Auch Berührung der Tiere, bezw. ihrer Tentakeln mit festen Körpern veranlaßt dieselben, wie bekannt, bloß zu vorübergehendem Einziehen der ausgestreckten Körperteile.

Zerquetscht man aber zwischen den Fingern z. B. ein Blatt von Rumex scutatus und träufelt den ausgepreßten Saft auf irgend einen Körperteil einer Helix, so zieht sich das Tier unter allerlei, den lebhaften Schmerz verratenden Contractionen in sein

1) Die Blätter dieser Pflanze waren allerdings schon im Vergilben begriffen und es wäre ein mit frisch ausgetriebenen Blättern angestellter Versuch wohl anders ausgefallen.

Gehäuse zurück. Exemplare von Nacktschnecken, welche den ganzen Tag über sich sonst ruhig verhalten und durch Bespritzung mit Wasser oder leise Berührung mit festen Körpern kaum aus ihrer Ruhe gebracht werden können, sondern bei der Beträufelung mit dem sauern Ampfersaft eine Menge Schleim aus und kriechen eilig davon.

Fast ebenso energisch wirkt der Saft der Blätter von Saxifraga crassifolia. Am stärksten litt hier, wie auch in dem vorhergehenden Fall Helix hortensis, etwas weniger die robustere Helix pomatia.

Ähnliche Resultate ergaben ferner Versuche mit den scharfen Säften von Allium ursinum und Tropaeolum majus, während die zur Gegenprobe in ähnlicher Weise mit den milden Säften von Pulmonaria officinalis und Dactylis glomerata betupften Tiere sich nur wenig belästigt zeigten, allerdings aber bemüht waren, sich der schleimigen Substanzen zu entledigen.

Wenn nun schon die bloß äußere Berührung des Schneckenkörpers mit den Säften vieler Pflanzen den Tieren so unangenehm ist, so wird, dies kann man wohl als gewiß annehmen, die Einführung auch nur geringer Quantitäten solcher Substanzen den Tieren Schmerz verursachen und es werden dieselben, nur durch die höchste Not getrieben, sich an Gewächse heranmachen, die mit solchen Eigenschaften ausgestattet sind, und auch dann nur geringe Quantitäten davon in sich aufnehmen.

Die Pflanzenteile, welche aus den angegebenen Ursachen von den omnivoren Schnecken mehr oder weniger verschont bleiben, können wir als chemisch geschützt, die Substanzen, welche dies bewirken, als chemische Schutzmittel bezeichnen, ungeachtet der anderen Funktionen, welche diesen Substanzen außerdem noch im Haushalt der Pflanzen zukommen mögen.

Von den vorher beschriebenen wesentlich abweichende Versuchsergebnisse erhält man bei Verwendung mancher Pflanzen aus den Familien der Gräser, Asperifolien, Campanulaceen, der Laubmoose und vieler anderer Pflanzen. Die Tiere zeigen keine Bevorzugung der ausgelaugten Blätter gegenüber den frischen, häufig sogar, besonders bei Limax agrestis und Arion empiricorum, werden die frischen, lebenden Blattfragmente den mit Alkohol extrahirten vorgezogen, oder, was auch gar nicht selten eintritt, die ausgelaugten wie die frischen Blätter bleiben gleich unangetastet.

Ich verzichte auf die ins einzelne gehende Schilderung der Versuche und teile bloß die Namen der Versuchspflanzen und Versuchstiere mit den nötigen Bemerkungen mit:

Pastinaca sativa, Torilis anthriscus werden frisch und ausgelaugt nicht oder gleichmäßig benagt durch H. hortensis, pomatia und Arion.

Für Campanula medium und C. persicifolia kein Unterschied festzustellen zwischen frischen und ausgelaugten Blättern. Versuchstiere: die vier schon oft erwähnten Helixarten, außerdem Arion, Limax agrestis.

Von Laubmoosen blieben viele Arten, auch seitens stark ausgehungerter Schnecken, durchaus verschont und wenn dies nicht der Fall war, so wurden fast regelmäßig die frischen Blätter den ausgelaugten gegenüber bevorzugt. Helix hortensis, Arion, Limax zerfraßen lebende Pflänzchen von Mnium affine, während sie die gleichzeitig dargebotenen mit Alkohol extrahirten Fragmente verschmähten[1]). Dasselbe Resultat trat bei Vorfütterung von Bryum roseum an die Ackerschnecke ein. Wie ist nun dieses von den früheren Versuchsresultaten so sehr abweichende Verhalten zu erklären? Alle verwendeten Pflanzen zeichnen sich entweder durch Borstenbekleidung oder durch relativ bedeutende Härte ihrer Oberfläche aus, sie sind mechanisch gegen die Angriffe der Schnecken geschützt; die Struktureigentümlichkeiten, durch welche der Schutz hergestellt wird, können wir als mechanische Schutzmittel bezeichnen.

Warum, wird man aber ferner fragen, werden hier die frischen Blätter oder Stengelteile den ausgelaugten nicht nur gleich gestellt, sondern sogar vorgezogen? Die Schnecken besitzen ohne Zweifel einen hoch entwickelten Geschmackssinn. Dies geht sowohl aus ihrer Abneigung gegen zahlreiche Pflanzenstoffe, als aus ihrer Vorliebe namentlich für süß schmeckende Pflanzenteile hervor, welche letztere Thatsache den Gärtnern wohl bekannt ist. Die Vorliebe für Rohrzucker, Traubenzucker tritt namentlich bei der behenden kleinen Ackerschnecke in anschaulicher Weise hervor. Wird einem durch Zwicken zur eiligen Flucht angetriebenen

1) Ich hebe hier ausdrücklich hervor, daß dies nicht etwa auf Spuren von Alkohol in den ausgelaugten Pflänzchen zurückgeführt werden kann. Dieselben wurden immer zuerst an der Sonne oder am Ofen vollständig getrocknet und erst, nachdem jede Spur von Alkoholgeruch längst verschwunden war, in Wasser gebracht und in aufgeweichtem Zustand den Schnecken vorgelegt.

Exemplar eine Spur Zuckerwasser in den Weg gebracht, so stellt dasselbe, sobald sein Mund mit der süßen Flüssigkeit in Berührung gekommen ist, seine Kriechbewegungen ein. Befindet sich das Tier auf einer durchsichtigen Glasplatte, so sieht man seine Freßwerkzeuge in lebhafter Bewegung und beliebige gerade vorliegende Gegenstände anzubeißen versuchend. Während sonst diese Schnecke schon durch unsanfte Berührung zur Flucht angetrieben werden kann, ist jetzt oft ein starkes Zwicken und Drücken erforderlich, um dieselbe von dem süßen Geschäft abzubringen und zur Flucht zu bewegen.

Auf die große Vorliebe der Tiere für süß schmeckende Dinge ist die bei mechanisch geschützten Pflanzen häufig zu beobachtende Bevorzugung der frischen Pflanzenteile den geschmacklosen, ausgelaugten gegenüber zurückzuführen. Gewisse harte Blätter werden, wenn schon sie vorher auch von den hungrigsten Tieren ganz verschont geblieben sind, gefressen oder wenigstens zerfressen nach vorheriger Durchtränkung mit Zuckerwasser. Unter solchen Umständen macht sich z. B. selbst die sonst so harmlose Gartenschnecke an die derben Blätter von Mahonia aquifolium heran, deren dickere Nerven allein der durch den süßen Saft geweckten Freßlust der Tiere zu widerstehen vermögen. Dem entsprechend dürfen wir denn auch erwarten, daß alle Pflanzen, die zuckerreich sind, mit besonders energischen chemischen oder mechanischen Schutzmitteln ausgestattet sein müssen: Alliumarten, Gentianaarten, Gräser, Laubmoose u. s. w.

VI. Chemische Schutzmittel.

Die im vorhergehenden Abschnitt benutzte Methode der Auslaugung giebt uns Aufschluß darüber, ob eine Pflanze chemisch geschützt ist oder nicht; durch welche Stoffe aber die Tiere abgehalten werden, das lehren uns die Versuche nicht, da ja durch die Auslaugung sehr verschiedene Substanzen aus den Pflanzenteilen entfernt werden. In vielen Fällen, namentlich bei Pflanzen, deren Inhaltsbestandteile genauer bekannt sind, wird man allerdings mit großer Wahrscheinlichkeit die chemischen Schutzstoffe bezeichnen können, so z. B. bei Rumex acetosa das Oxalsaure Kali, bei den Alliumarten das Knoblauchöl, bei Ruta das ätherische Öl, bei den Gentianeen die Bitterstoffe u. s. w.

Der sichere Beweis für die Schutzwirkung einer Substanz wird aber nur dann erbracht sein, wenn eine sonst den Schnecken zusagende Nahrung, nach Durchtränkung mit Lösungen der fraglichen Substanz, nicht mehr oder nur noch ungern genossen wird. Für einige Substanzen sind solche Versuche durchgeführt worden; sie sollen an geeigneter Stelle mitgeteilt werden.

Aus der großen Menge von Substanzen, in denen man chemische Schutzmittel vermuten darf, konnten selbstverständlich nur einige wenige, durch besondere Häufigkeit oder interessantes Vorkommen ausgezeichnete Fälle etwas eingehender berücksichtigt werden. Die hier folgende Darstellung macht keinerlei Anspruch weder auf Vollständigkeit noch auf strenge Gliederung des Stoffes: hierzu sind die Versuche noch viel zu lückenhaft und stehen zu sehr vereinzelt da. Eine gewisse Ungleichheit der Versuche ist darauf zurückzuführen, daß dieselben zum Teil in verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt worden sind, wo bald das Pflanzenmaterial, bald das Tiermaterial in anderen Objekten vorhanden war.

1. Gerbsäuren.

Die Rolle der Gerbsäuren im Stoffwechsel der Pflanzen ist noch lange nicht hinreichend festgestellt; sicher erkannt ist da-

gegen eine uns besonders interessierende Thatsache, daß nämlich in zahlreichen Fällen einmal ausgeschiedene Gerbsäuren keine weitere Verwendung im Stoffwechsel mehr finden, sondern als Exkrete in ihren Behältern verharren und auch in den abgestorbenen Pflanzenteilen noch nachgewiesen werden können. Ich verweise auf die reiche Gerbstofflitteratur, in welcher zahlreiche Belege hierfür angegeben sind. PFEFFER hat in seiner Pflanzenphysiologie (Bd. I, S. 306), auf Grund der damals vorliegenden Thatsachen die Vermutung ausgesprochen, daß den Gerbsäuren, außer der gelegentlichen Verarbeitung die sie erleiden können, noch andere unerkannte Funktionen in der Pflanze zufallen dürften. „Denn so erhebliche Mengen von Gerbsäuren, wie sie in vielen Pflanzen sich finden, mögen doch wohl eher einem auf die Bildung jener abzielenden Stoffwechsel entstammen, als nur beiläufige und ferner nutzlose Nebenprodukte sein.“ Dieser Äußerung will ich gern beistimmen. Verständlich wird die Verbreitung des Gerbstoffs, sein massenhaftes Vorkommen bei vielen Pflanzen meines Erachtens nur dann, wenn man nicht bloss seine etwaige noch sehr fragliche Rolle bei der Ernährung und dem Aufbau des Pflanzenleibes berücksichtigt, sondern vor allem seine biologische Bedeutung in betracht zieht. An Äußerungen über seine Wichtigkeit in dieser Beziehung hat es in neuerer Zeit nicht gefehlt. So sagt G. KRAUS in seiner Abhandlung über die Rolle der Gerbstoffe im Stoffwechsel der Pflanzen „eine einzige und allbekannte Eigenschaft der Gerbsäuren — ihre Fäulniswidrigkeit [2]) — würde allein genügen, denselben im Pflanzenhaushalt eine wichtige Rolle zu sichern: die Rolle, der Oberfläche der Pflanzen Schutz zu verleihen, Borke und Kernholz der Bäume zu imprägnieren und widerstandsfähig zu machen.“

Eine andere Hypothese hat neuerdings WARMING [3]) aufgestellt. Mit Hinweis auf das häufige Auftreten des Gerbstoffes in der Blattepidermis überwinternder Blätter, vermutet WARMING, daß dasselbe infolge der Hygroskopizität des Gerbstoffes als Schutzmittel gegen Austrocknung diene und namentlich wichtig sein könne für die Wiederherstellung des verlorenen Turgors.

---

1) Sitzungsberichte der Naturf.-Ges. zu Halle, 5. Nov. 1884.

2) Vergl. auch FOCKE, Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze. Kosmos, Bd. X.

3) Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. Bot. Centralbl. Bd. XVI, 1883, S. 350.

Auf die Discussion dieser erst noch durch Experimente zu begründenden Ansicht einstweilen verzichtend, wenden wir uns zur Betrachtung der Bedeutung der Gerbsäuren als Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfrass. Hier können wir auf Grund der mitzuteilenden Versuche die Behauptung wagen, dass die Existenz zahlreicher Pflanzenarten, ja vielleicht ganzer Familien undenkbar wäre, wenn dieselben, ihre übrige Organisation als gleichbleibend vorausgesetzt, des Gerbstoffs, den sie in ihren Organen führen, entbehrten.

Landpflanzen.

Es ist hinlänglich bekannt, daß Pflanzenteile, die, wie z. B. die Eicheln, durch einen grossen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet sind, für unsere Haustiere mit Ausnahme des Schweines entweder ungeniessbar sind oder, wenn in grösseren Mengen aufgenommen, den Tieren (Pferden, Rindern) schädlich, ja lebensgefährlich werden können[1]. Gerbstoffreiche Pflanzen werden von den meisten pflanzenfreßenden Säugetieren verschmäht, in grösseren Mengen jedenfalls nur bei Nahrungsmangel genossen, z. B. im Winter, wenn eine hohe Schneedecke die besseren Futterkräuter zudeckt. Dem entsprechend finden wir denn auch, wie Focke (l. c.) hervorgehoben hat, bei Baumrinden und immergrünen Blättern ganz regelmäßig entweder größere Mengen von Gerbstoffen oder andere energische chemische oder mechanische Schutzmittel. Gegen geringere Quantitäten von Gerbstoff sind aber Nagetiere und Wiederkäuer unempfindlich, denn viele unserer besten Futterkräuter, z. B. die Papilionaceen, führen in ihren Blättern Gerbstoff, aber nur in solchen Quantitäten, dass er nicht mehr als Schutzmittel gegen diese Tiere wirken kann und doch verdanken es höchst wahrscheinlich z. B. die Kleearten diesen relativ geringen Mengen von Gerbsäuren, nicht von den Schnecken vertilgt zu werden. Die wenig empfindliche Limax agrestis verursacht allerdings unter Umständen nicht geringen Schaden in den Kleeäckern, doch wäre der Schaden unvergleichlich grösser, wenn der Klee gegen sie, wie auch gegen andere Schnecken, nicht chemisch geschützt wäre.

Werden frische Kleeblätter an die Gartenschnecke (Helix

---

1) Zu vergleichen Haubner, Gesundheitspflege der landwirtschaftlichen Haussäugetiere und Dammann, Die Gesundheitspflege der landw. Haussäugetiere.

hortensis) verfüttert, so dauert es Tage lang ehe sie gefressen sind, während ausgelaugte Blätter in kurzer Zeit verschwinden.

Auch Helix pomatia, welcher mit anderen Futterpflanzen verschiedene Papilionaceen vorgelegt worden waren (Trifolium pratense, alpestre, medium, rubens, Medicago sativa, Coronilla varia, montana), die alle auf einem von dieser Schnecke bewohnten Muschelkalkberge gewachsen waren, fügte diesen Pflanzen nur wenig Schaden bei, während gleichzeitig dargebotene Stengel von Daucus carota, Urtica dioica begierig verzehrt wurden.

Auch andere gerbstoffreiche Pflanzen: Poterium sanguisorba, Fragaria vesca und andere Rosifloren, ferner Saxifragen, Sedum, Sempervivum, die Blätter der meisten einheimischen Bäume und Sträucher, die Farne werden wohl hauptsächlich wegen ihres Gerbstoffgehaltes von den omnivoren Schnecken verschont oder doch wenig beeinträchtigt.

Nicht wenige durch hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnete Blätter werden auch nach längerer Behandlung mit Alkohol von hungrigen Schnecken nicht oder kaum stärker berührt als die frischen; in vielen Fällen mag hier die Härte der Blätter mit entscheidend sein, jedenfalls aber nicht dann, wenn z. B. ganz junge noch zarte Teile, denen ja sonst die Schnecken so gern nachstellen, verwendet worden sind. So verhält es sich unter anderen bei Versuchen mit jungen Blättern der Pappeln, Rosen, Saxifraga crassifolia. Aus solchen Blättern wird nämlich der Gerbstoff auch durch längeres Kochen in Alkohol nur unvollständig ausgezogen. Es mußte daher hier ein anderes Verfahren angewendet werden, um den Gerbstoff unwirksam zu machen, woraus zugleich sich auch der sichere Beweis für die Schutzwirkung des Gerbstoffs bei diesen Pflanzen ergab.

Blattfragmente der angegebenen Pflanzen wurden in eine Lösung von Kalibichromat untergetaucht und unter der Luftpumpe mit der genannten Flüssigkeit injiciert. Die mikroskopische Prüfung der Blattstücke ergab, daß die Zellen noch nicht getötet, aber stark plasmolysiert waren. Beim Eintauchen der plasmolysierten Objekte in heißes Wasser trat dann Tötung des Plasmas ein, was sich sofort an der plötzlich eintretenden Dunkelfärbung der eingetauchten Stücke zu erkennen gab. Die Blattfragmente mit dem niedergeschlagenen Gerbstoff wurden nach vorheriger Auswaschung zusammen mit frischen und durch Alkohol und heißes Wasser ausgelaugten Stücken den Schnecken (Arion empiri-

corum und Helix pomatia) vorgelegt. Von allen drei Versuchspflanzen wurden bloß die mit Kalibichromat behandelten Blattstücke gefressen, während die anderen, welche mit Eisenchlorid noch die Gerbstoffreaction zeigten, unberührt blieben: ein sicherer Beweis für die Schutzwirkung des Gerbstoffs.

Die meisten der bisher besprochenen Pflanzen sind durch einen immerhin relativ hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet; hier soll nun gezeigt werden, dass auch geringe Gerbstoffmengen bez. verdünnte Lösungen den Pflanzen einen energischen Schutz gegen Schneckenfraß gewähren.

Dünne Scheiben der den omnivoren Schnecken so sehr zusagenden Möhre (Daucus carota) wurden durch Eintauchen in siedendes Wasser getötet, im Ofen getrocknet, und nachdem sie in Gerbstofflösungen von verschiedener Konzentration (1 $^0/_0$, $^1/_2$ $^0/_0$, $^1/_{10}$ $^0/_0$) aufgeweicht worden waren, ausgehungerten Individuen von Limax agrestis dargeboten. Die in der Lösung von 1 pro Mille aufgequollenen Stücke wurden ebenso rasch verzehrt als die, welche in reinem Wasser aufgeweicht worden waren. In dieser Verdünnung wird offenbar der den Tieren widerwärtige Geschmack durch die Süßigkeit ihrer Leibspeise noch verdeckt. Die mit 1 $^0/_0$iger Lösung versetzten Scheiben waren auch nach zwei Tagen noch fast intact; etwas angebissen waren die Stücke mit halbprozentiger Tanninlösung.

Auch gegen bloße Berührung ihrer Körperoberfläche mit verdünnten Gerbstofflösungen sind die Schnecken äußerst empfindlich. Lässt man einen Tropfen reinen Wassers über den Körper der gewöhnlichen Ackernacktschnecke (Limax agrestis) fließen, so zeigt sich das Tier nur wenig beunruhigt. Nimmt man aber eine nur ein pro Mille haltige Tanninlösung, so scheidet das Tier beträchtliche Mengen von Schleim aus und flüchtet sich so rasch wie möglich; selbst bei einer Verdünnung der Tanninlösung zu $^1/_4$ pro Mille war noch eine beunruhigende Wirkung zu erkennen. Lösungen von den angegebenen Konzentrationen rufen auf unserer Zunge kaum noch eine Spur von Zusammenziehung hervor.

Es leuchtet nun ohne Weiteres ein, dass, wenn diesen gegen Gerbstoff so sehr empfindlichen Tieren ihre Leibspeise durch Versetzung mit geringen Mengen von Tannin verleidet werden kann, sie Pflanzen, die auch nur geringe Mengen von Gerbstoff führen, entweder nicht oder nur in der Not benagen werden. Von besonderem Vorteil wird es denn auch für die Schutzwirkung des Gerbstoffes sein, wenn er sich schon in denjenigen Geweben findet, welche

den Angriffen der Tiere unmittelbar ausgesetzt sind, d. h. vor allem in Haaren und in Epidermiszellen, und so hätten wir für das von WARMING (siehe weiter oben) bemerkte häufige Auftreten des Gerbstoffes in der Epidermis vieler Blätter eine naheliegende biologische Erklärung, welche die von diesem Forscher aufgestellte Hypothese allerdings nicht notwendig auszuschliessen braucht. WARMING theilt mit, daß die Epidermis der Blattoberseite gewöhnlich gerbstoffreicher als die der Unterseite ist, was mit der hier vertretenen Auffassung nicht recht stimmen würde, da ja die Unterseite der Blätter gewöhnlich zuerst das Ziel der Angriffe der Schnecken ist. WARMING giebt in der kurzen vorläufigen Mitteilung die Pflanzen, bei welchen er den erwähnten Unterschied zwischen den beiderseitigen Epidermen gefunden hat, nicht an. Ich selbst habe hierüber nur wenige Beobachtungen angestellt, in vielen Fällen aber eine Differenz im Gerbstoffgehalt nicht auffinden können. Für manche Crassulaceen theilt EDUARD WAGNER[1]) sogar mit, daß die Oberhautzellen der Blattunterseite reicher an Gerbstoff sind als diejenigen der Oberseite, so daß also jedenfalls die von WARMING angegebene Regel nur von beschränkter Giltigkeit ist.

Wasserpflanzen.

Gerbstoff tritt bei zahlreichen Wasserpflanzen als Schutzmittel auf. Ausgelaugte Blätter von Potamogetonarten, Vallisneria, Hydrocharis, Trapa, Hippuris werden gerne von Wasserschnecken (Lymnaeus, Paludina, Planorbisarten) gefressen, während die frischen Pflanzen kaum berührt werden. Bei der sehr gerbstoffreichen Trapa ist unter Umständen die Behandlung mit doppeltchromsaurem Kali notwendig, um die Blätter den Tieren genießbar zu machen.

Wie bei den Landpflanzen ist auch bei den Wasserpflanzen der Gerbstoff bald mehr gleichmäßig auf die verschiedenen Gewebe verteilt (Trapa), bald auf vereinzelte Idioblasten beschränkt, fast immer aber findet er sich auch hier in den Epidermiszellen oder deren Auswüchsen, den Haaren.

Salvinia natans hat, wie PRINGSHEIM[2]) hervorhebt, auf

1) Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Dissert. Göttingen 1887.

2) PRINGSHEIM: Zur Morphologie der Salvinia natans in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. III, p. 509.

den Blättern zweierlei Haare. Die einen findet man an den jungen Teilen der Pflanze. Sie fallen bald nach vollendeter Entwickelung der Organe, an welchen sie vorkommen, ab. Diese mehrgliederigen Haare enthalten bedeutende Mengen von Gerbstoff, welcher in Gestalt stark lichtbrechender Tropfen fast den ganzen Hohlraum der Zellen ausfüllt. Diese Haare, welche wie es auch sonst bei Wasserpflanzen häufig der Fall ist die jüngsten Teile ganz einhüllen, enthalten also Gerbstoff als chemisches Schutzmittel. Sie gehen aber bald verloren und an ihre Stelle treten dann die Haare der zweiten Art, die durch ihre braune, zugespitzte Endzelle ausgezeichnet sind und an anderer Stelle noch besprochen werden sollen. Gerbstoff kommt bei dieser Pflanze außerdem in den beiderseitigen Epidermen vor.

Eine Erwähnung verdienen auch die eigentümlichen Haare an den jungen Blattspitzen von Ceratophyllum. Hier sitzen diese Haargebilde nach Schenk [1]) zwischen den beiden Endstacheln des Blattes. Sie haben die Gestalt mehrzelliger, langgestreckter Anhängsel und sind dicht mit stark lichtbrechendem, gerbstoffreichem Inhalt erfüllt. Die Zellen dieser Haare fand ich außerdem mit einem prächtigen roten Farbstoff versehen. Da diese Trichome bald absterben und daher nur in der Nähe des Vegetationspunktes angetroffen werden, so vermutet Schenk mit Recht, daß dieselben als Schutzorgane der Endknospe wirksam sind. Nachdem diese Schutzorgane verloren gegangen sind, bleiben immer noch zahlreiche gerbstoffführende Idioblasten in Stengel und Blatt, sowie die Endstacheln der Blätter als Schutzorgane übrig.

Gerbstoff als Schutzmittel dürfte auch bei zahlreichen Algen eine nicht geringe Rolle spielen. Auf sein Vorhandensein bei Süsswasseralgen (Mesocarpus, Spirogyra, Vaucheria, Conferva u. s. w.) haben verschiedene Forscher aufmerksam gemacht. Bei den braunen Algen scheinen Gerbstofflösungen ganz allgemein vorzukommen (Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, p. 57), in besonders großer Menge z. B. in den zwischen den Sporangien stehenden Paraphysen von Asperococcus, in den äussersten, gedunsenen Zellen der peripherischen Thallusfäden der Mesogloeaceen u. s. w. Die peripherische Lage dieser Gebilde, ihr Vorkommen bei Asperococcus in der Nähe von Organen, die für die Erhaltung der Art von großer Wichtig-

1) Schenk, Heinrich, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886.

keit sind, sprechen für die Rolle des Gerbstoffs als Schutzmittel auch bei diesen Pflanzen.

2. Schutzfärbung?

Im Anschluß an die Besprechung der Schutzwirkung des Gerbstoffs muss hier des zuerst von WIGAND[1]) beobachteten häufigen Vorkommens roter Farbstoffe in Gerbstoff führenden Zellen gedacht werden. Besonders häufig, allerdings nicht ausschließlich, tritt der rote Farbstoff in den Oberhautzellen auf und seine Gegenwart ist meist sehr in die Augen fallend. Es ist daher die Frage, ob die von dem Blattgrün abweichende Färbung, abgesehen von der Bedeutung, welche ihr nach PICK[2]) bei gewissen Stoffwanderungserscheinungen vielleicht zukommen mag, den Pflanzen nicht auch noch andere Vorteile gewährt. Die Rolle der Blütenfarbstoffe bei der Anlockung von Insekten ist so eminent, dass der Gedanke, gewisse Farbstoffe möchten eine entgegengesetzte Wirkung ausüben, nicht von vornherein zurückzuweisen ist, sondern im Gegenteil eine ernste Prüfung verdient. Auf dem Gebiet der Zoologie ist die Rolle von Schutz- und Trutzfarben allgemein anerkannt. Auch in der botanischen Litteratur fehlt es nicht an Mitteilungen, die sich jedoch meist auf schwer kontrolierbare Fälle beziehen. Hier will ich bloss eine auffallende Angabe mitteilen. Nach OTTO KUNTZE (l. c. S. 85) schützen die Javaner häufig ihre Kaffeeplantagen und Gärten mit einem lebenden Zaun von rotblätterigen Pflanzen, welche die dort häufigen Wildschweine, denen diese Farbe zuwider ist, fernhalten sollen.

Buntscheckige Blätter sind in den Tropen häufig, aber auch in unserer Flora giebt es eine nicht geringe Anzahl von Pflanzen, deren Blätter scheckig sind oder häufiger bloß an einer Stelle einen dunkelroten Fleck haben. Arum maculatum, Orchis maculata, O. latifolia, Phyteuma nigrum, Polygonum persicaria, Sempervivum tectorum u. s. w. sind jeder-

1) WIGAND, Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarben. Bot. Zeitung, 1862, p. 121. Auf die konstanten Beziehungen zwischen Erythrophyll und Gerbstoff hat WIGAND noch in seiner letzten, erst nach seinem Tode veröffentlichten Arbeit hingewiesen: Die rote und blaue Färbung von Laub und Frucht. (Botanische Hefte, Marburg 1887.)

2) PICK, Über die Bedeutung des roten Farbstoffs bei den Phanerogamen u. s. w. Bot. Centralblatt, 1883. Hier ist auch die ältere Litteratur citirt.

mann bekannte Beispiele. Nicht nur die Vegetationsorgane sind besonders häufig an besonders gefährdeten Stellen (Basis der Stengel und der Blätter) rot gefärbt, sondern auch viele anemophile Blüten sind von auffälliger roter Färbung und es liessen sich eine Menge von Vorkommnissen anführen, welche für die Wahrscheinlichkeit der angedeuteten Hypothese sprechen. Bewiesen werden kann sie aber nur durch Experimente. Ich bin leider bis jetzt noch nicht in der Lage gewesen mit grösseren Tieren, etwa Hasen oder Rehen, Versuche vorzunehmen, um festzustellen, ob die betreffenden dunkeln Flecken auf den Blättern die Tiere vom Genuß derselben zurückschrecken oder nicht. Da viele der gescheckten Pflanzen, wie die angeführten Orchideen, ferner namentlich Arum maculatum, andere energisch wirksame Schutzmittel besitzen, so könnten diese gefleckten Pflanzen, welche ja so wie so nicht gefressen würden, nur den Vorteil daraus ziehen, dass die schon durch die Färbung gewarnten Tiere sie nicht einmal berühren. Die Zellen, welche den roten Inhalt führen, sind in vielen Fällen ganz vereinzelt zwischen den farblosen oder grünen Zellen zerstreut, so daß sie von grösseren Tieren gar nicht bemerkt werden können. Die Untersuchung muß sich daher auch auf kleinere Tiere erstrecken. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, an der Hand von Versuchen die angeregte Frage zu beantworten, und ich unterlasse es daher auch das gewonnene Beobachtungsmaterial hier schon mitzuteilen.

3. Pflanzen mit sauren Säften.

Saures oxalsaures Kali (Kaliumbioxalat).

Dieses Salz bedingt, wie bekannt, den sauern Geschmack mancher Rumex-, Oxalis- und Begoniaarten. Pflanzen, die wie der Sauerampfer und der Sauerklee größere Mengen davon bergen, werden nur ungern von weidenden Tieren berührt. Verfütterung größerer Mengen dieser Pflanzen wirkt auf die Tiere schädlich.

Rumex acetosa, acetosella und verwandte werden im frischen Zustande von den verschiedenen omnivoren Schnecken nur in grosser Nahrungsnoth genossen, während sie nach vorheriger Auslaugung rasch vertilgt werden. Obschon die Rumexarten außer dem Kaliumbioxalat in gewissen Geweben Gerbstoff führen, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß das Sauerkleesalz

allein schon die Tiere fernzuhalten vermag. Bewiesen wird es durch folgende Versuche.

Am Ofen getrocknete Scheiben der Wurzeln von Daucus carota wurden in Lösungen von saurem oxalsaurem Kali von verschiedener Concentration ($1\,^0/_0$, $^1/_2\,^0/_0$, 1 pro mille) zum Aufquellen gebracht. Jede Schneckenart (Arion empiricorum, A. hortensis, Limax agrestis, Helix hortensis) erhielt je eine dieser Möhrenscheiben und dazu eine, welche in reinem Wasser aufgeweicht worden war. Wie in den analogen, mit Tanninlösungen durchgeführten Versuchen, wurden auch hier die in reinem Wasser aufgeweichten Scheiben zuerst gefressen, oft noch ehe an den anderen geringe Spuren von Fraß bemerkbar waren. Nachher kamen die Scheiben mit 1 pro mille an die Reihe, während die Stücke mit $^0/_2\,^0/_0$iger Lösung auch später nur ganz allmählich verzehrt wurden; an dem in $1\,^0/_0$iger Lösung aufgeweichten Scheiben waren auch nach mehreren Tagen kaum Spuren von Fraß zu bemerken.

Saures oxalsaures Kali ruft schon in Lösungen von 1 pro mille starke Reizwirkungen an den damit in Berührung gebrachten Körperteilen hervor (Helix hortensis, Arion empiricorum). Lösungen der angegebenen Concentration schmecken viel weniger sauer, als die aus den vorher erwähnten Pflanzen ausgepreßten Säfte. Es werden denn auch die Tiere durch Bespritzung mit diesen zur eiligen Flucht angetrieben.

Für die succulenten Gewächse, deren wechselnder Säuregehalt in neuerer Zeit wiederholt eingehender untersucht worden ist, ist die Schutzwirkung des intensiv sauren Saftes jedenfalls nicht gering zu schätzen, obwohl bei diesen Pflanzen noch verschiedene andere Schutzmittel (z. B. Gerbstoff) vorkommen. Ich lasse diese Pflanzen hier ausser Betracht, um nur noch einen exquisiten Fall, wo saure Säfte als Schutzmittel auftreten, etwas eingehender zu besprechen.

4. Haare mit saurem Exkret.

Säureausscheidung an der Oberfläche des Pflanzenleibes ist nach den Beobachtungen von Sachs über Corrosion polierter Marmorplatten eine bei den Wurzeln wohl allgemein verbreitete Erscheinung. Von oberirdischen Organen werden gewöhnlich bloß die bei insectivoren Pflanzen auftretenden sauren Secrete genannt, obwohl es in der älteren Literatur nicht an Angaben über anderweitiges Vorkommen saurer Ausscheidungen fehlt.

Als ich einmal bei Beobachtungen über rhaphidenführende Pflanzen einen jungen Trieb einer Oenothera in den Mund führte, war ich nicht wenig erstaunt, schon bei bloßer Berührung desselben mit der Zunge, einen intensiv sauren Geschmack wahrzunehmen. Blaues Lakmuspapier wurde bei bloß oberflächlicher Berührung mit der Pflanze intensiv gerötet.

Als nach dieser gelegentlichen Wahrnehmung zahlreiche Pflanzen aus verschiedenen Familien in dieser Hinsicht geprüft wurden, gelang es, außer bei den noch zu besprechenden Papilionaceen, nur bei Pflanzen aus der Familie der Onagrarieen diese Ausscheidungen nachzuweisen, z. B. bei Oenothera tetraptera, O. grandiflora, O. fruticosa, O. Drummondii, Gaura parviflora, Gauridium molle, Epilobium hirsutum, E. abyssinicum, Circaea lutetiana.

Die Ausscheidung des sauren Saftes geht von zahlreichen einzelligen, cylindrischen, am Ende nur wenig erweiterten und abgerundeten Haaren aus. Jedes dieser Haare trägt an seinem Ende einen großen Tropfen der ausgeschiedenen sauren Flüssigkeit.

Die Haare sind ziemlich elastisch. Zieht man z. B. eine junge Frucht von Epilobium hirsutum mehrfach zwischen den Fingern durch, so kann man sämtliche Flüssigkeitstropfen abstreifen, ohne das Absterben der Haare zu verursachen. In Wasser verschwinden die Tröpfchen sofort beim Eintauchen des Pflanzenteils und mit ihnen die saure Reaction der Stengeloberfläche (z. B. bei Epilobium hirsutum, Circaea lutetiana), um aber nach einiger Zeit wieder aufzutreten.

Ein bewurzelter Stengel von Circaea lutetiana, dessen Haare grosse Tropfen der sauer reagierenden Flüssigkeit trugen, wurde etwa eine Minute lang unter Wasser gebracht und in demselben hin und her bewegt. Die nachher vorgenommene mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Tropfen gänzlich verschwunden waren. Es wurde nun die Pflanze derart gestellt, daß die secernierenden Stengelhaare direkt bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop beobachtet werden konnten. An den anfangs völlig sekretfreien Haarenden konnten schon nach $1^1/_2$ Stunden wieder kleine Tröpfchen des sauren Sekrets wahrgenommen werden, welche langsam aber stetig an Größe zunahmen. Nach abermaliger Abspülung des Sekrets, trat abermals Wiederersatz ein. Das Sekretionsorgan leidet also hier nicht, wie aus leicht einzu-

sehenden Gründen etwa bei Primula sinensis, durch Entfernung des Sekrets, sondern setzt seine Thätigkeit unbeschädigt fort, und es können die durch Regen oder Thau ihres Schutzexkretes beraubten Pflanzen dasselbe wieder erneuern. Die chemische Untersuchung des Sekretes wurde leider zur richtigen Zeit versäumt und als sie im Herbst vorgenommen werden sollte, war die saure Reaktion der Pflanzenteile, von welchen das Sekret in genügenden Mengen hätte gewonnen werden können, verschwunden.

Über die sauren Ausscheidungen der Onagrarieen habe ich keine Angaben in der älteren Literatur auffinden können; dagegen ist das Vorkommen sauer schmeckender Sekrete bei Cicer arietinum in Decandolle's Pflanzenphysiologie (Übersetzung von Roeper S. 190) besprochen. Eben daselbst sind auch weitere Literaturnachweise über diesen Gegenstand zu finden. Das Exkret soll bei Cicer ein Gemenge von Oxalsäure, Essigsäure und Apfelsäure sein.

Die Haare, welche das Sekret absondern, finden sich sowohl an den Stengeln als an den Blättern, an welchen letzteren sie sowohl auf der Fläche als am Rande vorkommen. Am Ende eines ziemlich langen cylindrischen, mehrzelligen Stiels sitzt der karminrote, etwas angeschwollene, secernierende Teil, welcher je nach den Umständen von einem größeren oder kleineren Tropfen der farblosen Ausscheidung umgeben ist. Die Zellen des Haarendes sind mit dichtem, trübem Inhalt und großem Kern versehen.

Bei Cicer arietinum wird, wie bei Circaea, die durch Wasser abgespülte Ausscheidung wieder ersetzt. Selbst an abgeschnittenen Trieben geschah dies und zwar zu wiederholten Malen, wenn die Zweige in dampfgesättigtem Raum aufbewahrt wurden.

Die auf unserer Zunge sich sehr unangenehm fühlbar machende Sekretion, welche an sämtlichen oberirdischen Vegetationsorganen stattfindet, kann nicht anders denn als Schutzmittel gegen Tierfraß gedeutet werden. Schnecken sind gegen das saure Sekret in hohem Grade empfindlich. Sobald ihre Tentakeln mit den Haaren in Berührung kommen, werden sie schleunigst eingezogen, die Pflanze so rasch wie möglich von den Tieren verlassen. Zweige, von welchen das Exkret abgespült worden ist, werden von omnivoren Schnecken (Helix hortensis, Arion empiricorum) ziemlich rasch vertilgt, während andere noch mit ihrem Exkret behaftete Stücke unberührt bleiben. Ob neben der energisch wirksamen, sauren Ausscheidung noch andere Schutzstoffe bei Cicer arietinum vorkommen, habe ich nicht durch weitere Aus-

laugungsversuche festzustellen versucht. Bei Circaea lutetiana und anderen Onagrarieen genügt die Entfernung des Exkrets, nicht, um die Pflanzen für Schnecken genießbar zu machen, da hier noch andere sehr wirksame Schutzmittel vorkommen (Gerbstoff, Rhaphiden).

5. Ätherische Öle.

Die durch penetranten Geruch und scharfen brennenden Geschmack ausgezeichneten ätherischen Öle gehören mit den Gerbsäuren zu den verbreitetsten chemischen Schutzmitteln der Pflanzen. Ihre Bedeutung in dieser Beziehung ist schon wiederholt hervorgehoben und an einzelnen Beispielen beleuchtet worden. In neuerer Zeit ist allerdings nach dem Vorgang von TYNDALL ihre Bedeutung mehr nach einer anderen Seite hin gesucht worden. Auf Grund der Wahrnehmung, daß eine Luftschicht, welche mit den Dünsten eines ätherischen Öls geschwängert ist, die strahlende Wärme in viel geringerem Maße durchläßt als reine Luft, wird angenommen, daß die Pflanzen, welche sich mit einer solchen Dunstschicht umgeben, sowohl gegen große Erwärmung durch die Sonnenstrahlen, als gegen starke nächtliche Abkühlung geschützt seien. Wie groß die Wirkung solcher Dunstschichten für die Pflanzen ist und ob sie überhaupt einen bemerkenswerten Einfluß ausüben, ist leider noch nicht durch Experimente, die allein über diese Frage entscheiden können, festgestellt worden [1]). Wie dem auch sei, so kann nicht bezweifelt werden, daß die Rolle der ätherischen Öle in der besprochenen Beziehung ganz bedeutend zurücktritt gegenüber ihrer Wirksamkeit als Schutzmittel gegen Tierfraß. Das stärkere Hervortreten von Gewächsen mit ätherischen Ölen, z. B. im Mittelmeergebiet, in Steppen und Wüsten im Vergleich zu unserer einheimischen Vegetation kann hinreichend aus den dort in höherem Maße erforderlichen Schutzmitteln gegen Tierfraß erklärt werden, treten ja in jenen Gegenden auch die anderen Schutzmittel, chemische wie mechanische, mehr in den Vordergrund als bei uns. Außerdem darf nicht vergessen werden, daß bei vielen Pflanzen, welche ätherische Öle in inneren Drüsen führen, an der in-

1) Zu vergleichen: GRISEBACH, l. c. Bd. I, S. 443; HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, S. 325 und VOLKENS, Die Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.

takten Pflanze nichts oder doch nur äußerst wenig von dem Geruch wahrzunehmen ist (Citrusarten, Piperaceen, Acorus calamus u. s. w.), und selbst wo äussere Drüsen vorhanden sind, ist der Geruch bei sehr warmer Witterung allerdings bei vereinzelten Formen ohne weiteres wahrnehmbar, bei der großen Mehrzahl aber macht sich derselbe erst bei Berührung beziehungsweise Reibung der Pflanzenteile bemerkbar, ein merkwürdiger Gegensatz zu dem auffallenden Geruch, der aus den Blüten vieler Pflanzen ausströmt, trotzdem darin die ätherischen Öle nur in minimalen Quantitäten enthalten sind. Nicht ohne Interesse wäre ein eingehender durchgeführter Vergleich der beiden Kategorieen von ätherischen Ölen in Bezug auf Geschmack und Geruch. Während bei den ätherischen Ölen der Vegetationsorgane in der Mehrzahl der Fälle besonders der scharfe, brennende Geschmack hervortritt, so zeichnen sich diejenigen der Blumen mehr durch ihren Geruch aus, die Schärfe tritt weniger hervor. Das letztere ist z. B. der Fall für das Rosenöl, das erstere für das Sekret der Drüsenhaare von Primula sinensis, welches einen nur schwachen Geruch, aber einen brennend scharfen Geschmack hat.

Versuche.

Frische Blätter von Ruta graveolens wurden von Helix hortensis gar nicht, von H. pomatia kaum berührt, im ausgelaugten Zustande dagegen rasch vertilgt. Desgleichen werden von Acorus calamus nach Behandlung mit heißem Alkohol Blattfragmente von verschiedenen Schnecken gefressen, während die frischen Teile unversehrt bleiben.

Aus diesen Versuchen kann man mit Bestimmtheit nur das eine entnehmen, daß die besprochenen Pflanzen chemisch geschützt sind, da ja außer den ätherischen Ölen noch andere den Schnecken widerwärtige Stoffe in den Blättern enthalten sein können. Versuche, wie sie mit Gerbstoff und Sauerkleesalz angestellt worden sind, habe ich hier nicht wiederholt, weil sich durch die Beobachtungen an Pflanzen mit äußeren Drüsen die Wirkung der scharfen ätherischen Öle in höchst einfacher und unzweideutiger Weise veranschaulichen läßt.

Geranium Robertianum besitzt an Stengeln und Blättern zahlreiche Haare, die auf mehr oder weniger langem Stiele eine ellipsoidische Zelle tragen. Diese Endzelle ist, wie auch die Epidermiszellen — mit Ausschluss der Schließzellen der Spaltöffnungen —, schön rot gefärbt und beiderlei Zellen, namentlich die Endzellen

der Haare zeichnen sich durch ihren hohen Gerbstoffgehalt aus. Außerdem führen die Endzellen zwischen der Cuticula und der übrigen Zellhaut ein in kaltem Alkohol lösliches Secret, welchem die Pflanze ihren eigentümlichen Geruch sowie auch den bitteren Geschmack verdankt, den man wahrnimmt, wenn man die noch unverletzte Pflanze einfach mit der Zunge in Berührung bringt. Diese Erscheinung, welche wir bei zahlreichen anderen drüsenhaarigen Pflanzen, z. B. Primula sinensis, vielen Labiaten, Pelargonien u. s. w. ebenfalls wahrnehmen, ist dadurch bedingt, daß die äußerst zarte Cuticula bei der leisesten Berührung platzt und der darunter geborgene Stoff seine unangenehme Wirkung infolgedessen schon bei bloßer Berührung geltend machen kann.

Es gehören daher, wie längst bekannt, die drüsigen Pflanzen zu den relativ gut geschützten, welche von vielen omnivoren Tieren gemieden werden [1]). Ganz besonders unangenehm sind sie auch den Schnecken, die sich auf einem solchen drüsigen Gewächs äußerst unbehaglich fühlen. Wird ein Exemplar der kleinen Limax agrestis auf eine Pflanze von Geranium Robertianum gebracht, so bringt sie beim Kriechen jeden Augenblick ihre Tentakeln mit den Köpfchen der Drüsenhaare in Berührung. Das Tier zieht die Tentakel sofort ein und erfaßt, aus naheliegenden Gründen, bereitwillig jede glatte Stütze, um das ihm unbequeme Substrat zu verlassen. Wird ihm diese Gelegenheit nicht geboten, so läßt es sich an einem immer länger werdenden Schleimfaden auf die Erde herab. Auf den drüsenlosen Blumenblättern dagegen bewegt sich das Tier mit Leichtigkeit und verläßt die ihm zusagende Unterlage nicht so rasch.

Auch die Gartenschnecke wird durch die Drüsenhaare sehr belästigt und verläßt das unbehagliche Substrat, sobald ihr dazu Gelegenheit geboten wird.

Eine auf dieselbe Pflanze gebrachte Weinbergschnecke kam, selbst nach längerer Zeit, kaum von der Stelle, da sie bei jedem Versuch, die Tentakeln behufs Orientierung auszustrecken, dieselben mit den Drüsenköpfchen in Berührung brachte. Werden den erwähnten Schnecken Stengelfragmente und Blätter unserer Pflanze vorgelegt, so machen sich die Tiere zuerst an die halbierten Stengel heran, um sie von den Schnittflächen ausgehend

1) Vergl. Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste.

allmählich zu verzehren, während die drüsigen Oberflächen von Stengel und Blatt erst später und nur ganz allmählich verzehrt werden. Nach vorheriger Extraktion mit Alkohol werden Stengel und Blätter rasch und gleichmäßig vertilgt.

Es bilden also die Drüsenhaare dieser Pflanze ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen das Ankriechen und Anbeißen seitens der Schnecken. Da man vielleicht hier die Einwendung machen könnte, daß schon die langen ziemlich steifen Haare die Schnecken rein mechanisch abzuhalten vermöchten, so soll hier durch einen weiteren Versuch gezeigt werden, wie unangenehm auf die Tiere die bloße Berührung ihrer Körperfläche mit dem Sekret von Geranium einwirkt.

Auf einer reinen Glasplatte wird durch einen darüber gestreiften drüsigen Stengel unserer Pflanze ein schmaler Streifen des drüsigen Sekrets hergestellt und das Glas in den Weg einer lebhaft kriechenden Ackerschnecke gebracht. Sobald das Tier mit dem Streifen in Berührung gekommen ist, hält es an und macht meist kehrt, nachdem es die mit dem Sekret in Berührung gekommenen Körperteile rasch eingezogen hat.

Wurden ähnliche Streifen von dem drüsigen Sekrete von Mentha piperita oder Dictamnus fraxinella auf die Glasplatten gestrichen, so zogen die Tiere ihre Tentakeln schon ein und änderten ihre Bewegungsrichtung noch bevor sie an die Streifen herangekrochen waren. In diesem Fall muß man annehmen, daß die Tiere die Gegenwart der aromatischen Pflanzen schon vermittelst ihres Geruchsinnes zu erkennen vermochten.

Die gestielten Drüsenhaare vom Typus des Geranium Robertianum oder der Primula sinensis u. s. w. nehmen, in Bezug auf Vollkommenheit, als Schutzeinrichtungen eine höhere Stufe ein als die inneren Drüsen, z. B. von Hypericum, Citrus [1]) u. s. w. Während die als Schutzmittel wirksamen Stoffe hier im Innern der Gewebe angeordnet sind und infolgedessen erst nach bereits eingetretener Verletzung der Pflanze dem angreifenden Tier Einhalt gebieten, so ist bei den drüsigen Pflanzen

1) Bei Ruta graveolens, welche auch innere Drüsen besitzt, ist allerdings der scharfe Geschmack der Blätter schon bei bloßer Berührung der Zunge mit denselben wahrzunehmen. Auch zeigt die mikroskopische Untersuchung intakter Blattfiedern die Epidermis mit winzigen Tröpfchen ätherischen Öls bestreut. Ob dieselben aus den inneren Drüsen stammen und wie sie gesetzten Falls nach außen gelangen, habe ich nicht festzustellen versucht.

infolge der exquisit peripherischen Lage des Sekretes schon einer tiefer greifenden Verletzung vorgebeugt.

Es umgiebt sich hier die Pflanze mit einem Mantel unangenehm riechender und scharf schmeckender Exkrete, die bei der leisesten Berührung bereits ihre Wirksamkeit ausüben können. Durch die Verlegung der das Exkret führenden Teile an die Oberfläche der Blätter wird hier zugleich der für das Assimilationsparenchym disponible Raum nicht eingeengt, wie es bei vielen inneren Drüsen (z. B. Rutaceen, Aurantiaceen) der Fall ist.

6. Bitterstoffe.

Bittere Pflanzenteile werden, so lange sie frisch sind, nur äußerst ungern von den Schnecken angegriffen, während im Spätherbst die im Absterben begriffenen Blätter selbst von Gentiana lutea, namentlich von der Ackerschnecke, ziemlich stark zernagt werden.

Versuche.

Ausgehungerte Weinbergschnecken bekamen Blätter mehrerer Gentianaarten. Die jungen Triebe von G. lutea, cruciata, asclepiadea und acaulis waren auch nach drei Tagen noch unversehrt; ein junges Blatt von Menyanthes trifoliata ließ bloß einige Bißspuren erkennen. Selbst nach einer Woche waren die Blätter von G. lutea noch kaum angebissen. Desgleichen wird Polygala amara fast ganz verschont, während die weniger bitteren P. comosa und namentlich P. vulgaris etwas mehr zu leiden haben.

Nach Auslaugung des Bitterstoffs werden die Blätter von Menyanthes und G. lutea begierig von Weinbergschnecke und Gartenschnecke verzehrt. Da beiderlei Pflanzen gerbstofffrei sind, so unterliegt es kaum einen Zweifel, daß bei diesen Pflanzen die Immunität auf das Vorhandensein des Bitterstoffs zurückzuführen ist. Sicher läßt sich dies und zwar ohne weitere Umstände beweisen für Pflanzen, welche den Bitterstoff nicht wie die Gentiana- und Polygalaarten im Inneren ihrer Blätter, sondern an gestielten Drüsen tragen. Die jungen Blätter von Carduus benedictus schmecken, schon einfach beim Durchziehen durch den Mund, außerordentlich bitter und es kann hier der bittere Stoff — Cnicin —, welcher in großen Drüsenhaaren enthalten

ist, wie auch bei Geranium Robertianum, leicht auf andere Körper übertragen werden.

Auf eine Glasplatte wurde durch wiederholtes Überstreichen mit jungen Blättern ein bitterer Streifen hergestellt und das Glas kriechenden Schnecken (Limax agrestis, Helix hortensis) in den Weg gelegt. Die Tiere zogen sich, sobald sie in Berührung mit den an der Glasscheibe haftenden Spuren des Bitterstoffs gekommen waren, zurück und veränderten ihre Bewegungsbahn.

Die außerordentlich große Empfindlichkeit der Körperoberfläche dieser Tiere gegen die Sekrete vieler Drüsenhaare gestattet uns die Annahme zu machen, daß diese letzteren, wenn auch nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich mit durch Landschnecken gezüchtet worden sind.

7. Ölkörper der Lebermoose.

Die saftigen Vegetationskörper der thallösen Lebermoose, welche das ganze Jahr über, dem Substrate bloß angeschmiegt, offen und scheinbar schutzlos daliegen, würde man geneigt sein, für eine kleineren Tieren leicht zugängliche Beute zu betrachten. Dasselbe würde man auch für die beblätterten Jungermannieen annehmen, obwohl bei diesen die Annahme einer Schutzwirkung der bei vielen Formen an den Blättern vorhandenen Zähne nahe liegt, welche Zähnchen allerdings kleineren Tierchen gegenüber gewisse Dienste leisten mögen, als Schutzmittel gegen Schnecken und größere Tiere aber nicht in Betracht kommen können.

Trotzdem findet man aber im Freien an den meisten Lebermoosen nur selten die Spuren von Tierfraß, obwohl es an den von diesen Pflanzen bevorzugten Standorten keineswegs an Schnecken fehlt und anderweitige vegetabilische Nahrung nicht immer im Überfluß vorhanden ist.

Die häufig wahrgenommene Immunität dieser anscheinend so harmlosen Gewächse, in Verbindung mit der räthselhaften Bedeutung der sogenannten Ölkörper, welche nach Pffer's schönen Untersuchungen [1]) nicht weiter verwendbare Excrete darstellen, bestimmten mich zuerst auf diese und ähnliche bisher zu sehr vernachlässigte Fragen ausführlicher einzugehen und dieselben zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung vorzunehmen, deren wesentliche Resultate den Inhalt dieser Abhandlung bilden.

1) W. Pfeffer, Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874.

Versuche.

Die schon auf Grund der im Freien gemachten Wahrnehmungen wahrscheinliche Abneigung der Schnecken gegen Lebermoose wurde zunächst durch einige Fütterungsversuche festgestellt. Selbst nach längerer Fastenzeit fraßen die Tiere die Pflanzen nur wenig an und ließen manche Arten ganz und gar unberührt. So verschonte Helix pomatia Pellia epiphylla, Fegatella conica, Lophocolea bidentata; Helix hortensis Pellia (nach vierzehn Tagen noch intakt), Corsinia marchantioides, Lunularia und Marchantia (schwach zerfressen); Limax agrestis verschonte Anthoceros laevis, Pellia epiphylla, Corsinia, Fegatella.

Die auch sonst häufige Regel, daß Pflanzen, für deren Vermehrung und Erhaltung besonders gut gesorgt ist, weniger ergiebig gegen die Angriffe von Tieren geschützt sind als andere, welche in der angedeuteten Beziehung weniger begünstigt sind, hat sich auch für einige Lebermoose bestätigt.

Versuch.

Gleichgroße Thallusfragmente von Marchantia, Lunularia, Fegatella und Reboulia wurden (Oktober) einigen ausgehungerten Exemplaren von Limax agrestis und Arion hortensis vorgelegt. Beiderlei Tiere verhielten sich gleich. Zuerst machten sie sich an die beiden durch ihre reichliche Brutknospenbildung ausgezeichneten Marchantia und Lunularia heran, und diese waren schon lange vernichtet als nach etwa zehn Tagen an Fegatella[1]) und Reboulia geringe Angriffsspuren deutlich wurden.

Die mitgeteilten, sowie zahlreiche andere Versuche zeigen, daß die scheinbar wehrlosen Lebermoose mit sehr ergiebigen Schutzmitteln versehen sein müssen. Die meisten werden von den Schnecken, auch wenn diese schon sehr ausgehungert sind, verschmäht, andere wie Lunularia und Marchantia nur dann von den weniger empfindlichen Schneckensorten angegriffen, wenn denselben keine andere zusagende Nahrung zur Verfügung steht.

---

1) Fegatella besitzt allerdings nach neueren Untersuchungen (Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis von Fegatella conica) auch eigentümliche Brutknospen, die aber in Bezug auf Ergiebigkeit denjenigen von Marchantia und Lunularia jedenfalls bedeutend nachstehen.

Auch die größeren pflanzenfressenden Tiere, wie Hasen, Rehe u. s. w., scheinen die Lebermoose zu verschonen. Niemals fand ich im Walde von größeren Tieren angebissene Rasen; Fegatella conica, deren weit ausgedehnte Lager von weitem erkennbar sind, wurde bei meinen Versuchen von zahmen Kaninchen gar nicht berührt.

Aus dem Mangel irgendwie energisch wirkender mechanischer Verteidigungsmittel ergiebt sich ohne weiteres, daß diese Pflanzen, wenn auch vielleicht nicht ausschließlich, so doch vorwiegend, der Beschaffenheit ihrer Säfte die Sicherung ihrer Existenz verdanken. Einem jeden, der sich etwas eingehender mit der Untersuchung von Lebermoosen beschäftigt hat, wird der eigentümliche, penetrante Geruch mancher Formen aufgefallen sein. Einige Arten, wie Geocalyx graveolens, Grimaldia fragrans verdanken ihrem Geruch ihren Speciesnamen. Der Geruch tritt bei manchen Formen schon ohne weiteres hervor, so z. B., außer den schon erwähnten Formen, bei Riellaarten, Fegatella, Targionia hypophylla. Immer aber erfährt er eine Steigerung, wenn man die Pflanzen zwischen den Fingern zerreibt. Sehr angenehm, an das Aroma gewisser feiner Birnen erinnernd bei Targionia hypophylla, an dasjenige von Asarum europaeum bei Pellia epiphylla, ist der Geruch bei anderen Arten eher unangenehm zu nennen (Fegatella conica).

Der Geschmack der Lebermoose ist, mit wenigen Ausnahmen, sehr auffallend. Schon ganz kleine Fragmente thallöser sowohl als foliöser Formen entwickeln beim Kauen einen äußerst unangenehmen Geschmack, der bei den verschiedenen Arten erheblich verschieden ist. Viele kleine Jungermannien brennen auf der Zunge wie Pfeffer; brennend scharf schmeckt auch Preissia, andere wieder schmecken sehr aromatisch (Fegatella, Targionia hypophylla); andere Arten wie Jungermannia quinquedentata Weber intensiv bitter und zugleich aromatisch.

Die Verfolgung dieser Eigenschaften der Lebermoose, die genauere chemische Untersuchung der Stoffe, welche Geruch und Geschmack bedingen, muß ich anderen Forschern überlassen. Ohne Zweifel wird die bisher so sehr vernachlässigte chemische Untersuchung der Lebermoose, im Gegensatz zu der Armut an eigenartigen Substanzen bei den Laubmoosen [1]), manche interessante Ergebnisse zu Tage fördern.

1) Vgl. Treffner, E., Beiträge zur Chemie der Laubmoose. Dorpater Dissertation 1881.

Manche der Stoffe, auf welche hier hingewiesen wurde, sind leicht in Alkohol löslich. Ausgelaugte Pflanzen, die mit frischen zusammen an Schnecken verfüttert werden, findet man nach kurzer Zeit zerfressen resp. gefressen, während die frischen Exemplare unberührt bleiben.

Versuch mit Helix hortensis.

Verwendete Lebermoose: Aneura pinguis, Preissia commutata, Plagiochila asplenioides. Die ausgelaugten alle gefressen, die frischen unberührt.

Versuch mit Arion hortensis.

Verwendete Lebermoose: Aneura, Preissia, Pellia epiphylla. Die mit Alkohol ausgezogenen wurden ganz gefressen; von den frischen wurde nur Preissia ganz wenig benagt.

Versuch mit Limax agrestis.

Verwendete Lebermoose: Aneura, Preissia, Plagiochila. Die ausgelaugten blieben unberührt, von den frischen wurde nur Plagiochila etwas angebissen.

Hier haben wir nun ein Resultat, das denjenigen der zwei vorhergehenden Versuche widerspricht, aber verständlich wird, wenn wir das bereits früher besprochene Verhalten von Limax agrestis uns vergegenwärtigen. Die Ackerschnecke ist vielen Substanzen gegenüber weniger empfindlich als andere Schnecken und bevorzugt vor allem zuckerhaltige Pflanzenteile, und es wurde bereits früher gezeigt, daß selbst Blätter, die sonst gar nicht von dem Tier berührt würden, ziemlich stark zerfressen werden, wenn sie vorher mit Zuckerwasser injiciert oder auch bloß bestrichen worden sind. Der Geschmack des Thallus von Preissia ist anfangs süß und erst später stellt sich der unangenehme Geschmack ein. Während in unserem Versuch diese Pflanze im frischen Zustande dank ihrem süßen Geschmack berührt wurde, blieben die ausgelaugten Stücke, wie auch die, wie ich mich überzeugt habe, ebenfalls geschmacklosen, mit Alkohol ausgezogenen Fragmente von Aneura und Plagiochila verschont, und es gelang leicht der Nachweis, daß die Schuld hieran auf dem Mangel an Substanzen beruhe, welche die Freßlust der Tiere zu erwecken im Stande sind. Nachdem die in Zuckerwasser getauchten Lebermoose den Tieren aufs neue vorgelegt worden waren, verschwanden die durch Auslaugung mit Alkohol ihrer Schutzstoffe beraubten

Pflanzen in kurzer Zeit, während die damit noch versehenen Stücke vor der Hand verschont blieben.

Die vorher erwähnten Lebermoose sind, denn anders kann man die Versuchsergebnisse nicht deuten, chemisch geschützt. In diesem und in anderen Fällen, die ich nicht im Einzelnen aufführen will, genügt eine kurze Behandlung mit heißem Alkohol, um die den Schnecken widerstehenden Stoffe zu extrahieren. Bei anderen Formen, z. B. Lophocolea bidentata und namentlich Jungermannia quinquedentata reicht hierzu auch längeres Kochen in Alkohol noch nicht aus. J. quinquedentata schmeckt auch dann noch sehr bitter.

Die definitive Entscheidung der Frage, ob die chemischen Schutzmittel der Lebermoose allein oder doch vorwiegend in den „Ölkörpern" enthalten sind, muß weiteren Untersuchungen überlassen werden; für diese Auffassung sprechen entschieden ihr frühzeitiges Auftreten in den jungen Geweben, der von Pfeffer gelieferte Nachweis ihres Verhaltens als nicht weiter verwertbarer Excrete, das Vorkommen von Gerbstoff[1]) in den „Ölkörpern" von Lunularia. Höchst wahrscheinlich sind auch die ätherischen Öle, auf welche der auffallende Geruch mancher Arten zurückzuführen sein wird, in diesen Gebilden abgelagert[2]), für welche ich lieber die Bezeichnung Schutzkörper empfehlen möchte. Eine vollständig sichere Bestimmung der in diesen Schutzkörpern enthaltenen Stoffe wird ja nur die macrochemische Untersuchung geben können.

Die Schutzkörper kommen jedenfalls bei der großen Mehrzahl der Lebermoose vor. Vermißt habe ich sie bis jetzt unter den genauer untersuchten Arten bloß bei Blasia pusilla und Anthoceros laevis, deren Geschmack nichts von der den übrigen Lebermoosen zukommenden Schärfe erkennen läßt. Dagegen habe ich sie auffinden können bei Pellia epiphylla, wo sie nach Pfeffer fehlen sollen. In den langgestreckten Zellen des Thallus finden sie sich in großer Anzahl (30—40) und sind etwa von der Größe der Chlorophyllkörner. Ihre Gestalt ist kugelig oder länglich, häufiger mehr oder weniger unregelmäßig, ihr Aussehen schaumig. Besonders deutlich treten sie hervor in den ab-

1) Pfeffer, l. c. p. 16 des S.A.

2) Limpricht (Kryptogamen. Flora von Schlesien. Laub- und Lebermoose. Breslau 1876) hat auch schon die Vermutung ausgesprochen, daß der Geruch mancher Lebermoose auf die „Ölkörper" zurückzuführen sei.

gestorbenen Thalluslappen, aus deren Zellen alle übrigen geformten Inhaltsbestandteile geschwunden sind. Ich fand sie ferner auch noch im Sporogoniumstiel, in den Schleimpapillen, Wurzelhaaren sowie auch in den Sporen.

Bei Metzgeria furcata, welche nach PFEFFER ebenfalls der „Ölkörper" entbehren soll, findet man bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen in sämtlichen Zellen des Thallus bis zum Vegetationspunkt — inclusive Scheitelzelle — zahlreiche winzige stark lichtbrechende Körper von kugeliger oder länglicher Gestalt, deren geringe Größe einer mikrochemischen Untersuchung allerdings große Schwierigkeiten bereitet, die aber doch in Bezug auf ihre Löslichkeitsverhältnisse mit den viel größeren Ölkörpern von Pellia epiphylla übereinstimmen.

Unter den beblätterten Jungermannieen giebt PFEFFER das Fehlen der Schutzkörper bloß für Jung. bicuspidata an, welche Form ich nicht untersucht habe. Während bei den Jungermannieen die Schutzkörper gleichmäßig in sämtlichen Zellen der Blätter oder des Thallus vorkommen, finden sich die denselben entsprechenden Gebilde bei den Marchantiaceen in vereinzelten Zellen des Thallus und der auf der Unterseite dieses entspringenden blattartigen Lamellen; dieselbe Verteilung der Schutzkörper findet sich auch schon bei den sonst auf einer niedrigeren Differenzierungsstufe stehenden Riccien [1]).

Bei sämtlichen darauf hin untersuchten Marchantiaceen habe ich die Schutzkörper finden können; bei Fegatella conica und Plagiochasma Aitonia sind dieselben besonders zahlreich in der Oberhaut der weiblichen Hüte vorhanden.

Unter den einheimischen Lebermoosen vermißten wir also die Schutzkörper bloß bei zwei Gattungen, Blasia und Anthoceros.

Blasia und Anthoceros sind nun aber unter den einheimischen Lebermoosen die einzigen, welche in ihrem Innern die vielbesprochenen Nostoccolonieen beherbergen. Unwillkürlich drängt sich hier die Frage auf, ob nicht etwa bei diesen Formen die fehlenden Olkörper durch die Nostoccolonieen vertreten werden. Da, wie wir später sehen werden, Nostoc von den Schnecken ganz nnd gar verschont bleibt, so hat die Vermutung, daß derselbe Pflanzenteilen, in welchen er sich eingenistet hat, ebenfalls zum Nutzen gereiche, manches für sich, und verdient dieser Punkt einer experimentellen Prüfung unterworfen zu werden.

---

1) LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose IV. Heft p. 24.

VII. Mechanische Schutzmittel.

Im Gegensatz zu den chemischen Schutzmitteln, deren Wirkung auf die chemisch-physiologischen Eigenschaften von Excreten zurückzuführen ist, beruht bei den mechanischen Schutzmitteln die Wirkung auf physikalischen Eigenschaften und zwar in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auf der Härte von Pflanzenteilen. So scharf wir auch die Schutzmittel in bezug auf die Art ihrer Wirkung in zwei Gruppen trennen können, so giebt es doch zahlreiche Fälle bei chemischen Schutzmitteln, wo deren Wirkung durch gewisse mechanische Structurverhältnisse bedeutend erleichtert oder gar erst ermöglicht wird. Das letztere ist der Fall bei den Brennhaaren der Nesseln; das erstere z. B. bei den gestielten Drüsenhaaren von Geranium Robertianum, Primula sinensis, Cnicus benedictus u. s. w. Ohne Zweifel wird auch bei inneren Drüsen und Excretbehältern eine durch biologische Gesichtspunkte geleitete Untersuchung manche bisher rätselhafte Structureigentümlichkeiten als Mittel zur Erzielung der Wirkung chemischer Schutzsubstanzen erkennen lassen.

Bei mechanischem, durch Härte bedingtem Schutz, sehen wir bald die ganze Oberfläche der Pflanzenteile zu einem festen Panzer ausgebildet, bald finden wir besondere Schutzwaffen in Form von Stacheln, Dornen, Borsten, welche durch ihre Lage den Zutritt zu den zarteren Teilen der Pflanze erschweren. Der Nutzen, den die gröberen mechanischen Schutzmittel gegen die Angriffe der grösseren Tiere gewähren, ist so einleuchtend und so allgemein bekannt, dass hier nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht. Es sei hier bloss auf die Zusammenstellung in Kerners Pflanzenleben, Bd. I, hingewiesen. Welche Bedeutung aber oft ganz unscheinbare Vorrichtungen gegen die Angriffe der Schnecken gewähren, soll hier an einer Reihe von Beispielen gezeigt werden.

Die Wirkungsweise der mechanischen Schutzmittel macht sich in verschiedener Weise geltend: 1) das Ankriechen der Tiere wird erschwert[1]); 2) der Angriff durch die Mundteile wird erschwert

1) Vgl. Kerner, Schutzmittel der Blüten.

oder ganz verhindert; 3) Inhaltsbestandteile der angefressenen Gewebe rufen auf rein mechanischem Wege Schmerz in den Weichteilen der Freßwerkzeuge hervor.

1. Borstenhaare.

Um die Wirkung des Borstenüberzugs gegen das Ankriechen der Schnecken in anschaulicher Weise hervortreten zu lassen, bringen wir eine Gartenschnecke auf den rauhen Stengel von Symphytum officinale. Sofort merken wir, dass es dem Tier sehr unwohl zu Muthe ist. Es gelingt ihm kaum festen Fuß zu fassen. Das Vorwärtskriechen der Schnecke wird durch die abwärtsgerichteten Borstenhaare bedeutend erschwert und die Tentakeln werden bei jeder Berührung mit denselben rasch eingezogen. Wird in die Nähe der sich nicht zu helfen wissenden Schnecke irgend ein glatter Gegenstand gebracht, so wandert dieselbe sofort auf die ihr zusagende Unterlage hinüber. Im Freien wird man deshalb wohl nur selten Gartenschnecken auf den Symphytumstauden antreffen.

Die Weinbergschnecke ist auf demselben Substrate ebenfalls sehr ungeschickt. Etwas behender bewegen sich die Tiere auf den Stengeln und Blättern von Pulmonaria officinalis und Papaver Rhoeas. Setzt man sie auf den glatten Fruchtknoten der letzteren Pflanze, so dauert es lange Zeit, bis sie sich entschließen können, den dornigen Pfad der Befreiung zu betreten.

Bei Wasser bewohnenden Phanerogamen ist mechanischer Schutz durch Borstenhaare wenigstens bei den einheimischen Formen wenig verbreitet, um so häufiger aber bei Algen, wobei ich bloß an die Gattungen Coleochaete, Bulbochaete, Oedogonium, sowie an zahlreiche einzellige Algen, speziell Desmidiaceen, Pediastrum, Scenedesmus u. s. w. zu erinnern brauche. Bei diesen letzteren sind allerdings die Verteidigungsorgane bloß solide oder hohle Fortsätze der hoch differenzierten Zellen, was in Bezug auf die Wirkung aber vollkommen gleichgiltig ist.

Meine Versuche mit Wasserpflanzen beschränken sich auf die einjährige Hydropteridee Salvinia natans. Eine kleine schwimmende Festung, ist dieses Pflänzchen zunächst mit den ziemlich vergänglichen, gerbstoffführenden Haaren versehen (vgl. S. 594). Die unter Wasser getauchten Teile tragen zahlreiche, in eine scharfe Spitze endende Haare, welche allseitig von dem Pflänzchen ausstrahlend, Wassertieren den Zutritt bedeutend erschweren.

Versuche.

Zwei Salviniapflanzen, von denen die eine noch klein war, die andere aber die normale Größe erreicht hatte, wurden in ein Gefäß mit Hunderten von kleinen, 2—5 mm langen Lymnaeus-exemplaren gebracht. Nach kurzer Zeit waren die Pflanzen dicht mit den Tieren besetzt, die aber nach meist fruchtlosen Versuchen die durch ihre spitzen Haare verteidigte Pflanze wieder verließen.

Ein größerer Lymnaeus von circa 20 cm Schalenlänge brauchte auch geraume Zeit, um der Salvinia beizukommen und zu den Schwimmblättern zu gelangen, nachdem er an einer Stelle nach langer Arbeit die Zipfel des Wasserblattes vertilgt hatte. Die bereits stark beschädigte Pflanze wurde später wieder den kleinen Schnecken vorgelegt, welche nunmehr im Stande waren, das begonnene Zerstörungswerk fortzusetzen.

Die beschriebenen Versuche zeigen, daß die Salvinia in ihren Haaren einen gegen Wasserschnecken ziemlich guten, meist wohl ausreichenden Schutz besitzt, denn es darf nicht unerwähnt bleiben, daß die zu unseren Versuchen angewendeten Schnecken in hohem Grade ausgehungert waren. Zu den Zeiten, wo im Freien Salvinia ihre Entwickelung durchläuft, finden die Wasserschnecken solche Massen von Algen, abgestorbenen Blättern und anderen leichter zu bewältigenden Substanzen, daß sie die wie eine Festung verteidigte Salvinia wohl meist verschonen werden.

Vergeichende Versuche mit Borstenpflanzen und chemisch geschützten Pflanzen.

Auf Seite 583 sind eine Reihe von Fütterungsversuchen mitgeteilt worden, wobei ausschließlich glatte oder weichhaarige Pflanzenteile zur Verwendung kamen. Ausgeschlossen blieben damals mit mechanischen Schutzwaffen (speziell Borstenhaaren) versehene Pflanzen, welche in den nunmehr zu beschreibenden Versuchen mit chemisch geschützten zusammen den Tieren vorgelegt wurden, um festzustellen, welche Pflanzen am besten gegen Fraß geschützt sind, die glatten oder die borstigen. Von vornherein ist es allerdings wahrscheinlich, daß bald das eine, bald das andere der Fall sein wird; doch ergab sich aus zahlreichen Versuchen, daß in den meisten Fällen die chemisch geschützten Pflanzen weniger unter den Angriffen der Schnecken zu leiden haben als diejenigen, welche mit Borstenhaaren versehen sind.

Versuche.

Auf einer Waldwiese auf Sandboden eingesammelte Exemplare von Arion empiricorum bekamen folgende an demselben Standort gewachsene Pflanzen:

Erster Versuch. Hieracium pilosella, Crepis paludosa, Myosotis palustris, Veronica beccabunga.

Zweiter Versuch. Chaerophyllum hirsutum, Jasione montana, Senecio sylvaticus, Rumex acetosa.

Dritter Versuch. Hieracium sylvaticum, Cirsium palustre, Valeriana dioica, Trientalis europaea.

Am stärksten benagt, beziehungsweise ganz aufgefressen wurden zuerst die borstigen Pflanzen: Cirsium, Hieracium pilosella, sylvaticum; in etwas geringerem Grade litten die ebenfalls borstigen Myosotis, Jasione, Chaerophyllum und der drüsige Senecio; gänzlich verschont blieben namentlich die scheinbar wehrlosen Formen: Veronica, Crepis, Rumex, Valeriana, Trientalis.

Eine weitere Versuchsreihe wurde im Engadin mit Alpenpflanzen und an denselben Standorten wohnenden Schnecken ausgeführt.

Helix arbustorum var. alpestris fand ich oberhalb St. Moritz-Dorf bei etwa 2300 M. ü. M. in feuchten Vertiefungen noch in reichlicher Anzahl. Im Freien fraßen die Tiere vorzugsweise an Disteln und abgestorbenen Blättern glatter Pflanzen.

In der Gefangenschaft benagten diese Tiere auch mit Vorliebe die borstigen Pflanzen, z. B. Arabis alpina, Scabiosa lucida, Cirsium spinosissimum, Carduus defloratus, Biscutella laevigata, während mit wenigen Ausnahmen (z. B. Anthyllis vulneraria, Senecio doronicum) die glatten, chemisch geschützten Pflanzen: Meum mutellina, Silene acaulis, Gypsophila repens, Gnaphalium leontopodium, Gentiana campestris verschont blieben.

Die in derselben Meereshöhe nur noch einzeln angetroffene, bei etwa 2000 M. aber noch häufige Limax agrestis erwies sich auch hier (vergl. S. 580) weniger wählerisch gegenüber den chemisch geschützten Pflanzen.

Stark angegriffen wurden bei den mit ihr angestellten Versuchen die meisten borstigen Pflanzen: Campanula barbata, C. pusilla, Aster alpinus, Aronicum glaciale, Carduus defloratus, Cirsium spinosissimum; in ge-

ringerem Grade benagt wurden die ebenfalls borstigen Myosotis alpestris, Hieracium pilosellaeforme. Unversehrt oder doch nur wenig zerfressen blieben mit Ausnahme von Anthyllis vulneraria, Senecio doronicum und Cardamine alpina die glatten oder doch nur mit anliegenden Haaren versehenen Arten, Leontodon taraxaci, Senecio carniolicus, Chrysanthemum alpinum, Gnaphalium leontopodium, Gentiana bavarica, G. campestris, Silene acaulis, Ranunculus glacialis, Chamaeorchis alpina und viele andere.

Zu den bisher mitgeteilten Versuchen waren Pflanzen verwendet ohne Rücksicht auf Verwandtschaft, wie sie, in der Mehrzahl der Fälle wenigstens, gerade nebeneinander an den von den Schnecken bewohnten Standorten aufgefunden worden waren. Nunmehr wurden Versuche angestellt mit borstigen und unbewehrten Pflanzen aus einer und derselben Familie. Mit wenigen Ausnahmen hatten auch hier die Borsten tragenden Arten mehr unter den Angriffen der Schnecken zu leiden als die glatten, chemisch geschützten.

Heracleum sphondylium, Pimpinella saxifraga, Chaerophyllum temulum, welche alle borstig behaart sind, wurden von verschiedenen Schneckenarten (Limax agrestis, Arion empiricorum, Helix pomatia, arbustorum, fruticum, hortensis), rasch gefressen, während die gleichzeitig den Tieren zur Verfügung gestellten glatten Arten — Conium maculatum, Bupleurum rotundifolium, Carum carvi viel weniger zu leiden hatten, nach Auslaugung mit Alkohol aber rasch vertilgt wurden.

Ausnahmen von dieser Regel kommen allerdings vor; der Borstenschutz kann bei gewissen Formen auch ein sehr gründlicher sein, z. B. Pastinaca sativa, Torilis anthriscus, Symphytum officinale.

Auch innerhalb einer und derselben Gattung tritt der oben erwähnte Gegensatz zwischen kahlen und borstigen Pflanzen häufig hervor.

Sämtliche vorher erwähnten Schnecken bevorzugten, mit Ausnahme von Helix pomatia, welche behaarte wie unbehaarte gleichmäßig verzehrte, die borstigen Blätter von Hieracium pilosella, während sie die glatten Blätter von H. auricula unberührt ließen; die ebenfalls behaarten Blätter von H. sylvaticum wurden von den kräftigeren Schnecken auch stark beschädigt.

Angesichts der eben geschilderten Thatsache, daß Schnecken mit Vorliebe solche Pflanzen benagen, deren Oberfläche mit Borsten versehen ist, könnte es absonderlich erscheinen, die Borstenhaare als spezielle Schutzorgane gegen Schneckenfraß verzollen zu wollen; und doch läßt sich, nachdem wir schon auf die Schwierigkeiten, welche dem Ankriechen der Schnecken durch Borstenhaare entgegengesetzt sind, hingewiesen haben, der eminente Nutzen des Borstenschutzes auch gegen das Anfressen durch sehr einfache Versuche darthun. Wir wählen zunächst die Brennessel (Urtica dioica) zum Ausgangspunkt.

Stengel und Blätter dieser Pflanze sind zunächst mit den zerstreuten Brennhaaren versehen, die gegen die Angriffe der pflanzenfressenden Säugetiere, wie bekannt, einen nicht zu verachtenden Schutz gewähren, bei ihren ziemlich großen gegenseitigen Abständen gegen die von den Schnecken drohende Gefahr aber nicht hinreichen würden. Wir finden denn auch außer den Brennhaaren, und zwar in sehr großer Anzahl, kurze Borstenhaare, deren scharfe Spitze an den Stengeln nach abwärts gerichtet ist, und welche im Verein mit den längeren Brennhaaren den Schnecken, namentlich kleineren Tieren, das Ankriechen und Anbeißen bedeutend erschweren müssen.

Versuch.

Zwei große junge Stengel unserer Pflanze wurden Schnecken vorgelegt, der eine in unversehrtem Zustande, der andere, nachdem er vorher in einem Mörser etwas zerrieben worden war. Verschiedene, in besonderen Behältern gehaltene Helixarten: H. hortensis, arbustorum, fruticum fraßen in Zeit von einigen Stunden die zerriebenen Pflanzen auf, machten sich auch an die intakten Stengel heran, ohne sie aber selbst nach zwei bis drei Tagen vollständig bewältigen zu können. Der großen H. pomatia allein gelang es damit fertig zu werden, allerdings war auch ihr Zerstörungswerk durch den Haarüberzug beträchtlich verlangsamt. Ganz ähnliche Resultate wurden erhalten bei der Fütterung derselben Schneckenarten mit unversehrten und zerquetschten Zweigen von Pulmonaria officinalis und Symphytum officinale. Auch hier wurden die Tiere viel rascher fertig mit den infolge der Zerquetschung ihnen viel leichter zugänglich gewordenen Pflanzenteilen.

Ohne fremde Beihülfe ist z. B. Helix hortensis kaum imstande, Symphytum irgend welchen Schaden beizufügen.

Weiter oben wurde schon gezeigt, wie unbeholfen sich die Tiere auf den borstigen Stengeln und Blättern bewegen; auch das Anfressen verursacht ihnen die größten Schwierigkeiten. Bei jedem Versuch in dieser Richtung kommen die sehr empfindlichen Tentakeln mit den Borstenhaaren in Berührung und werden sofort eingezogen. Die nur mit kurzen Papillen versehene Blumenkrone wird dagegen begierig gefressen. Wird den Tieren nur ein geeigneter Angriffspunkt geschaffen, so machen sie sich auch an die sonst intakten Blätter oder Stengel heran. Im Freien werden die dem Boden anliegenden, von Erdflöhen — kleine Käfer aus der Gattung Haltica — durchlöcherten Blätter, von den Löchern ausgehend, zerstört; schon ein Einschnitt mit der Scheere schafft ihnen einen geeigneten Angriffspunkt. Auch Disteln werden selbst von der zarten Gartenschnecke gern verzehrt, sobald ihnen eine geeignete Angriffsstelle geboten ist. Wird von einem Cirsium arvense Blatt der dornige Rand mit der Scheere entfernt, so vermag die sonst schwache Helix hortensis, von der Wunde ausgehend, das Blatt zu verzehren. Auch im Freien kann man bei uns vielfach Schnecken an Disteln fressend beobachten. Am Rande der Algerischen Sahara, wie auch an der dortigen Mittelmeerküste fand ich öfters nagende Schnecken an dornig borstigen Carduaceen, die höchst wahrscheinlich vorher erst von Schafen oder Ziegen angebissen worden waren. Wurden die Tiere auf intakte Blätter gebracht, so suchten sie dieselben wieder zu verlassen, falls nicht der an einer frisch angebrachten Wundstelle zugängliche Saft ihren Appetit reizte und sie zum Bleiben veranlaßte.

Der mechanische Schutz durch Borsten steht, wie eben gezeigt worden ist, wenigstens unter den gegebenen Versuchsbedingungen, wo den Schnecken abgeschnittene Blätter oder Stengelteile auf dem Boden des Behälters vorgelegt werden, dem chemischen in seiner Wirksamkeit meistens nach. Doch darf hierbei nicht vergessen werden, daß durch die erwähnten Versuchsbedingungen die Blätter der Borstenpflanzen in hohem Grade beeinträchtigt werden gegenüber denjenigen nicht borstiger Gewächse. An diesen können die Schnecken ungehindert hinaufkriechen, während gerade an den unteren Teilen der Stengel der Borstenpflanzen die Tiere mit den größten Schwierigkeiten zu kämpfen haben und erst nach einer mühseligen Wanderung zu den Blättern gelangen können, deren Inangriffnahme wenigstens den kleineren Sorten noch bedeutende Schwierigkeiten bereitet. Borstige Wurzelblätter, welche

ohne weiteres den Schnecken erreichbar sind, sehen wir daher auch gewöhnlich mit besonders üppiger Borstenbekleidung versehen.

Nachdem durch die mitgeteilten Versuche der Nutzen der Borsten erwiesen worden war, wurden zur Erhärtung dieses Beweises als Gegenprobe noch einige Parallelversuche mit ausschließlich chemisch geschützten Pflanzen ausgeführt, von denen hier bloß ein einziger beschrieben werden mag. Ganze und zerdrückte Blätter von Ranunculus repens wurden Schnecken vorgelegt. Diejenigen Arten, wie Helix pomatia, H. hortensis, welche die intakten Blätter verschmähten, liessen auch die zerdrückten Blätter unangetastet; ja wenn sie darauf gelegt wurden, so machten sie sich eiligst davon, offenbar weil der scharfe Saft des Ranunkelblattes auf ihre Körperfläche schmerzhaft einwirkte. Allein Helix arbustorum, welche die intakten Blätter von Ran. repens verzehrt, machte sich an die zerstampften Blätter heran, um sie zu vertilgen.

Aus allen diesen Versuchen können wir die wichtige Regel ableiten, daß Pflanzenteile, welche den Schnecken dank der glatten Oberfläche und weichen Beschaffenheit leicht zugänglich sind, diesen Tieren wegen der Beschaffenheit ihrer Säfte widerstehen und daß umgekehrt die Pflanzen, deren Geschmack den Schnecken zusagt, durch mechanische Schutzmittel diesen Tieren schwer zugänglich gemacht sind.

Nachdem ich einmal durch verschiedenerlei Versuche auf diesen Gegensatz aufmerksam geworden war, gelang es mir in der großen Mehrzahl der Fälle schon vorauszusehen, ob eine gegebene Pflanze dem Geschmack der omnivoren Schnecken zusagt oder nicht. Ist eine Pflanze gut mechanisch geschützt — etwa mit reichem Borstenüberzug versehen — so wird sie höchst wahrscheinlich der Beschaffenheit ihrer Säfte nach den Schnecken zusagen, wenn auch diese Säfte auf unserer Zunge eine unangenehme Geschmacksempfindung hervorrufen mögen, wie bei Chaerophyllum temulum, Heracleum sphondylium. Der Geschmack dieser Tiere fällt eben mit dem unsrigen nur teilweise — z. B. in bezug auf Zuckerarten — zusammen. Andere Pflanzenteile, die für unseren Geschmack angenehm oder gleichgültig sind, wie viele Papilionaceen, werden von den Schnecken gemieden oder doch nur in der Not berührt.

Es fehlt nicht an Ausnahmen zu der vorher aufgestellten

Regel der gegenseitigen Vertretung von mechanischen und chemischen Schutzmitteln bei verschiedenen, oft nahe verwandten Pflanzen. So werden die mit anliegenden Feilhaaren (vergl. weiter unten) versehenen Blätter von Erysimum crepidifolium und anderer verwandter Formen, deren Geschmack intensiv bitter ist, auch im zerdrückten Zustande von den omnivoren Schnecken nur ungern und langsam gefressen, immerhin aber viel rascher, als gleichzeitig dargebotene intakte Blätter derselben Pflanze. Eine andere bemerkenswerte Ausnahme liefern uns Arten der Gattung Bupleurum. Während B. rotundifolium bloß chemisch gegen Schnecken geschützt ist und nach Auslaugung mit Alkohol von diesen Tieren gerne gefressen wird — die Blätter werden auch im zerquetschten Zustand nur ungern gefressen — kommt bei B. falcatum zu den chemischen Schutzmitteln noch ein Kieselpanzer hinzu, der die Tiere auch von den ausgezogenen Blättern abhält. Weitere ähnliche Fälle werden weiter unten in dem Abschnitt „Häufung von Schutzmitteln" zur Sprache kommen.

In dem vorher erörterten, allerdings nicht ganz durchgreifenden Gegensatz zwischen mechanischem und chemischem Schutz liegt meines Erachtens auch ein Beweis dafür, daß viele chemische und mechanische Schutzmittel zum guten Teil wenigstens ein Züchtungsprodukt der die Pflanzen umgebenden Schneckenwelt darstellen, ich sage zum guten Teil, denn eine Mitwirkung anderer omnivorer Tierarten ist nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern im Gegenteil n hohem Grade wahrscheinlich.

Versuche mit Heuschrecken.

Weitgehende Übereinstimmung mit den Schnecken zeigen in ihrem Verhalten gegenüber den chemisch und mechanisch geschützten Pflanzen einige Heuschrecken. Die folgenden Fütterungsversuche sind im Monat September und zwar mit zwei damals auf Rasenplätzen außerordentlich häufigen, nicht näher bestimmten Stenobothrusarten ausgeführt worden. Ich verzichte auf die ins einzelne gehende Schilderung der Versuche und zähle bloß die verwendeten Pflanzen auf. Diejenigen Arten, deren Blätter gerne gefressen wurden, sind mit einem Kreuz † versehen, die welche unberührt blieben, mit einer Null 0. Die Pflanzen ohne Zeichen waren nur in der Not schwach angebissen worden.

Aspidium filix mas 0, Polypodium vulgare 0, Scolopendrium officinarum, Lolium perenne †,

Brachypodium pinnatum †, Avena elatior †, Hordeum murinum †, Bambusa aurea †, Euphorbia peplus, Thlaspi arvense 0, Viola odorata 0, Polygala amara 0, P. vulgaris 0, Cerastium arvense 0, Trifolium pratense, Tr. repens, Medicago sativa, M. lupulina 0, Anthyllis vulneraria †, Rosa canina 0, Fragaria vesca 0, Potentilla reptans 0, Daucus carota †, Sedum maximum, S. acre 0, Sempervivum tectorum 0, Campanula persicifolia †, C. trachelium †, Cucumis sativa †, Anagallis phoenicea 0, Plantago lanceolata, Pl. media, Gentiana pneumonanthe, Mentha aquatica 0, Lycopus europaeus, Glechoma hederaceum, Scutellaria galericulata, Salvia pratensis, Galeopsis tetrahit 0, Stachys palustris 0, Symphytum officinale †, Anchusa arvensis †, Pulmonaria officinalis †, Cirsium oleraceum †, Senecio vulgaris 0, Achillaea millefolium, Scorzonera hispanica, Taraxacum officinale, Picris hieracioides, Sonchus laevis †, Crepis virens 0, Cichorium endivia 0.

Unter den zweiundfünfzig Pflanzen, auf welche die Versuche sich erstreckt haben, sind fünfzehn stark von den Heuschrecken beschädigt worden. Darunter befinden sich bloß zwei (Sonchus laevis und Anthyllis vulneraria), die glatte oder weiche Blätter haben; alle anderen tragen entweder Borsten oder sind mit stark verkieselter Oberhaut versehen. Mechanische Vertheidigungsmittel sind gegenüber den mit kräftigen Freßwerkzeugen versehenen Heuschrecken in viel geringerem Grade wirksam als gegen Schnecken; werden ja von ihnen selbst die äußerst harten Blätter der Bambusa aurea verzehrt. Von den stark mechanisch geschützten Arten blieben bloß zwei, die bittere Picris hieracioides und die aromatische Galeopsis tetrahit verschont. Die Abneigung der Tiere gegen diese Pflanzen ist sicher auf die hier vorhandenen chemischen Schutzmittel zurückzuführen. Die große Anzahl glatter, aber chemisch geschützter Pflanzen, die unberührt blieben oder nur schwach zernagt wurden, giebt Zeugnis von der Abneigung der genannten Heuschrecken gegen die verschiedenartigsten Schutzexkrete.

Einem jeden, der die Berichte von Reisenden über das in pflanzenarmen Gegenden beobachtete Verhalten der Wiederkäuer

zahmer wie wilder, gegenüber bewehrten und unbewehrten Pflanzen gelesen oder selbst dergleichen zu beobachten Gelegenheit gehabt hat, wird die große Ähnlichkeit zwischen dem Verhalten jener Tiere und dem hier geschilderten Gebahren der Schnecken aufgefallen sein. Meist sieht man Schafe und Ziegen an Dornbüschen herumstreichen, wo sie mit knapper Mühe und Not hie und da ein Blättlein erwischen. Alle saftigen, leicht zugänglichen Pflanzen bleiben unberührt; die unbewehrten, den Tieren der Beschaffenheit der Säfte nach zusagenden Pflanzen sind meist unscheinbar und häufig dem Boden dicht angeschmiegt, so daß sie den Blicken der Tiere leicht entgehen.

Wachsen nebeneinander zwei nahe verwandte, in gleicher Weise auffallende Pflanzen, von denen die eine bewehrt, die andere unbewehrt ist, so kann man fast sicher sein, daß die erstere mehr unter den Angriffen der Tiere zu leiden hat. Den mit spitzen, stechenden Blättern versehenen Juniperus oxycedrus sah ich in Algerien zu dichten kugelrunden Büschen durch Schafe und Ziegen geschoren, während der an denselben Standorten verbreitete, flatterig wachsende, durchaus unbewehrte Juniperus phoenicea verschont bleibt. In Europa kann man dieselben Beobachtungen wiederholen, dort wo Juniperus communis und Juniperus sabina nebeneinander vorkommen. Auch in anderer Beziehung tritt zwischen den omnivoren Schnecken und den Wiederkäuern und Nagern die Ähnlichkeit im Verhalten in sehr auffallender Weise hervor. Sowohl im Frühjahr (vgl. weiter oben S. 579), nach dem ersten warmen Regen, als auch im Sommer, wenn nach langer Trockenheit ein anhaltender Regen die Gehäuseschnecken aus ihren Verstecken hervorlockt, sieht man die Mehrzahl der namentlich massenhaft vorkommenden mittelgroßen und kleineren Formen damit beschäftigt, allerlei abgestorbene oder eben im Absterben begriffene, welke Pflanzenteile zu verzehren, wobei sowohl mechanisch als chemisch geschützte Gewächse, deren Schutzwaffen ihre Wirksamkeit teilweise oder vollständig eingebüßt haben, benagt werden. Ganz ähnlich wie die Schnecken verhalten sich die Viehheerden in Wüsten und Steppen. Zahlreiche Pflanzen, welche im frischen Zustande den Tieren ungenießbar waren, werden nach ihrem Absterben, wo sie die den Tieren unangenehmen Stoffe verloren haben, in Ermangelung einer besseren Nahrung gefressen [1]).

---

1) Vgl. Otto Kuntze, l. c. p. 48.

Wirkungsweise der Feilhaare und rauher Oberflächen überhaupt.

Nachdem wir die Bedeutung der Borstenhaare gegen Schneckenfraß kennen gelernt haben, tritt an uns die Frage heran, auf welchen Strukturverhältnissen der Borstenhaare die Wirkung beruht. Ohne weiteres klar ist die Wirkungsweise der starren Spitzen von Borsten, wie wir sie namentlich bei den Asperifolieen, aber auch bei verschiedenen anderen Familien antreffen. Diese leicht in die Haut sich einbohrenden Borsten sind vortreffliche Schutzwaffen nicht nur gegen Schnecken und andere kleinere Tiere, sondern auch gegen Wiederkäuer. Die Echiumarten und viele andere Asperifolieen, namentlich aber Borrago officinalis, welche Pflanze im Mittelmeergebiet oft in ungeheuren Mengen auf Äckern auftritt, bleibt trotz ihres milden Geschmacks von den dortigen sonst nicht verwöhnten Tieren verschont. Dieselbe Rolle spielen in mehr oder weniger ausgeprägter Weise sämtliche spitzen Haare, seien sie nun ein- oder vielzellig, verzweigt oder unverzweigt. Auf eine eingehendere Besprechung der Einzelfälle verzichtend, will ich nur auf eine noch unerklärte Struktureigentümlichkeit zahlreicher Borstenhaare aufmerksam machen, nämlich auf die Höcker, die bei sonst verschieden gestalteten Haaren vorkommen, und deren Entwickelungsgeschichte neuerdings von Heinrich Schenk [1]) verfolgt worden ist. Solche Höcker finden sich sowohl bei äußeren, als auch bei sogenannten inneren Haaren (Nymphaea, Nuphar), und zwar bei äußeren Haaren sowohl bei mehr oder weniger abstehenden Borsten (Asperifolieen, viele Compositen, Dipsaceen, Campanulaceen, Umbelliferen u. s. w.), als bei anliegenden Haaren (viele Cruciferen, Deutzia scabra).

Eine Eigenschaft ist diesen Haaren gemeinsam, nämlich die durch die nach außen vorspringenden Knötchen bedingte Rauheit, und dadurch wird bei vielen Pflanzen die Rauheit von Blättern und Stengeln bedingt (z. B. viele Cruciferen). Streift man wiederholt einen mit solchen Haaren versehenen Pflanzenteil über einen Fingernagel, so kann man nachher mit Hülfe der Lupe oder auch schon mit bloßem Auge feine parallele Ritzen wahrnehmen. Die Ritzung der Nagelfläche wird sowohl durch verkieselte als verkalkte Haare

1) Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen. Bonn 1884.

bewerkstelligt. Auch bei Pflanzen, deren Borsten von der Oberfläche der Organe abstehen, tritt die Ritzung der Fingernägel ein, da sich diese Haare bei etwas stärkerem Druck umbiegen und dann in derselben Weise wirken wie die anliegenden Haare. Diese Gebilde sind also in ihrer Wirkung einer Feile zu vergleichen, und ich möchte deshalb auch vorschlagen, sie als Feilhaare zu bezeichnen.

Wie hat man sich nun die Wirkungsweise der Feilhaare vorzustellen? Ohne weiteres klar ist die schon berührte Wirkungsweise der stechenden, glatten, höckerlosen Spitze, namentlich bei gerade abstehenden Feilhaaren. In Bezug auf die harten Oberflächenknötchen liegt die Annahme nahe, daß sie das Festsitzen der mit ihrer scharfen Spitze in die Weichteile der Tiere eingedrungenen Haare bewerkstelligen, in ähnlicher, nur unvollkommenerer Weise, als dies der Fall ist für die mit Widerhäkchen versehenen Angelborsten der Opuntien[1]).

Speziell als Schutzmittel gegen Schnecken müssen die Feilhaare von großer Wirkung sein. Denke man sich, ein solches Tier mache den Versuch, einen Pflanzenteil anzufressen, der mit anliegenden zwei- oder mehrstrahligen Feilhaaren versehen ist, wie sie bei vielen Cruciferen und Deutzia scabra vorkommen. Bei jedem Freßversuch werden die starren, stechenden Spitzen der Haare seine Weichteile verwunden und sich zwischen die Zähnchen der Radula einhaken. Hier werden nun die zahlreichen starren Höcker des Feilhaares entweder das Festsitzen des eingehakten Haares verursachen oder, wenn dies nicht eintritt, beim Durchstreifen der Feile zwischen den Zähnchen, auf diese wie eine Feile einwirken, deren Abnutzung beschleunigen oder gar die Dissociation der Zähnchenreihen bewerkstelligen.

Es ist mir nicht gelungen festzustellen, welche dieser Möglichkeiten thatsächlich eintritt. Sicher ist aber, daß die Schnecken sich nur ungern und in Ermangelung eines besseren an derartig geschützte Pflanzen heranmachen, da ihnen die Angriffe durch die merkwürdige Organisation der Feilhaare ganz bedeutend erschwert werden. Die Vermutung, daß die Feilhaare der Züchtung der Schnecken ihre Ausbildung verdanken, hat, obwohl sie der Natur der Sache nach nicht direkt bewiesen werden kann, vieles für sich.

Die inneren Haare der Nymphaeaceen werden gewöhnlich als mechanische Elemente aufgefaßt, welche die Rolle der Aussteifung

1) Vgl. Kerner, Pflanzenleben Bd. I, S. 408.

der dünnen Lufthöhlenscheidewände übernehmen, und zwar aus dem Grunde, weil häufig einige der Arme der Haare sich flach über diese Wände ausbreiten. Die meisten der Arme ragen jedoch frei in die Intercellularräume hinein, so daß ihr Verhalten durchaus abweichend ist von den wohl mit Recht als Aussteifungsapparate angesehenen Idioblasten der Aroideen. Könnten diese inneren Haare der Seerosen, in deren körnigen Auftreibungen, wie bekannt, Kalkoxalatkrystalle eingeschlossen sind, nicht wie die äußeren Feilhaare Schutzmittel gegen Tierfraß sein? Durch sie wird jedenfalls das Zerstörungswerk von Schnecken und anderen Tieren, welche in verletzte Blattstiele eingedrungen sind, bedeutend verlangsamt. Der Umstand, daß die sonst ähnlich gestalteten inneren Haare von Limnanthemum nymphaeoides glattwandig sind, kann nicht als Beweis gegen diese Auffassung gelten, da neben den äußeren Feilborsten auch zahlreiche glattwandige, starre Haare vorkommen, deren Schutzfunktion z. B. bei zahlreichen Compositen, völlig klar liegt.

Eine ähnliche Wirksamkeit, wie die anliegenden Feilhaare, muß in mehr oder weniger erheblichem Grade allen rauhen Oberflächen zukommen, und es werden von dem erörterten Gesichtspunkte aus manche Struktureigentümlichkeiten der Oberfläche von Pflanzenteilen, welche bisher rätselhaft erscheinen mußten, in Bezug auf den Nutzen, den sie den Pflanzen gewähren, verständlich erscheinen.

An der Bedeutung der rauhen Oberflächen der Schachtelhalme wird wohl niemand zweifeln. Ihre jetzt allerdings in Abnahme begriffene Verwendung zum Polieren verschiedener Gegenstände ist allgemein bekannt und läßt es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß sie einen schädlichen Einfluß auf die Zähne der Tiere ausüben. Schon zu Haller's Zeiten standen die Schachtelhalme im Verdacht, den Rindern die Zähne wackelig zu machen [1]), und auch jetzt noch ist ihre Harmlosigkeit noch nicht allgemein anerkannt. Von den Schnecken haben die Equiseten jedenfalls nur wenig zu leiden, obschon sie denselben eine willkommene Speise bieten, sobald man sie ihnen zugänglich gemacht hat. Halbierte Stengel von Equisetum hiemale und E. telmateja werden bis auf den peripherischen Panzer, welcher den Tieren die Angriffe erschwert oder bei härteren Formen unmöglich macht, rasch ausgehöhlt. Die des Kieselpanzers entbehrenden, rasch vergäng-

1) citiert in Duval-Jouve, Histoire naturelle des Equisetum. Paris 1864.

lichen, zarten, fruktifizierenden Triebe von E. arvense sieht man in kurzer Zeit selbst von den zarteren Helixarten bewältigt.

Bei Campanula persicifolia und verschiedenen anderen Campanulaarten finden sich eigentümliche Gebilde, die von Heinricher [1]) als reduzierte Trichome von rätselhafter Bedeutung angesehen werden. Es finden sich nämlich in der Mitte der Außenwand der Epidermiszellen der Blätter wie auch der Stengel nach außen wie auch nach innen vorspringende Pfropfen, die nichts anderes als stark verdickte und verkieselte Zellmembranstücke vorstellen, welche die äußerst rauhe Oberfläche dieser Pflanzen bedingen. Man kann diese Höcker am besten mit einem den Epidermiszellen aufgesetzten Zahn vergleichen.

Wenn man diese Gebilde im Vergleich zu den langen Haaren anderer Glockenblumen — die ja selbst bei einer Form von C. persicifolia vorhanden sind — als reduzierte Gebilde ansieht, so mag das von einem gewissen Standpunkte aus gerechtfertigt sein, da sie möglicherweise von gewöhnlichen Borstenhaaren abzuleiten sind; daß sie aber trotz ihrer geringen Auffälligkeit vortreffliche Schutzwaffen gegen Schneckenfraß darstellen und selbst einen ergiebigeren Schutz gewähren als manche lange Borstenhaare, das zeigen folgende Versuche.

Die mit langen abstehenden Feilborsten versehene Campanula medium wurde zusammen mit der kurz bezahnten C. persicifolia an verschiedene Schneckenarten verfüttert. Die ausgehungerten Tiere (Helix pomatia, arbustorum, hortensis, Arion empiricorum, Limax agrestis) fraßen in relativ kurzer Zeit die Blätter oder Blattfragmente der borstigen C. medium auf, während die Blätter von Campanula persicifolia nur hie und da durchlöchert waren und am Rand meist unversehrt blieben. Die große Nacktschnecke (Arion), welche wie früher hervorgehoben worden ist, von relativ geringer Empfindlichkeit gegenüber verschiedenartigen Schutzmitteln ist, hatte die Blätter der behaarten Glockenblume ganz aufgefressen, die rauhen Blätter der C. persicifolia dagegen gänzlich verschont.

Bei den Laubmoosen sind rauhe Flächen nicht selten. Die Blätter vieler Arten tragen Warzen und spitze Höckerchen und selbst der Kapselstiel mancher Formen ist von rauher Oberflächen-

1) Ein reduziertes Organ bei Campanula persicifolia. Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft 1885.

beschaffenheit. Haberlandt[1]), welcher den zahlreichen kleinen Wärzchen, die an dem Kapselstiel der Buxbaumiaarten vorkommen, seine Aufmerksamkeit gewidmet hat, bezeichnet die hier vorkommende Konstruktion vom Standpunkte des mechanischen Prinzipes als irrationell, unverständlich, worin man ihm beistimmen kann, da ja bis jetzt zum mechanischen System bloß die Einrichtungen gezählt werden, durch welche Biegungsfestigkeit, Zugfestigkeit u. s. w. erreicht werden, und durch welche die Pflanze befähigt ist, den von der anorganischen Natur an sie gestellten Ansprüchen und den von ihr drohenden Gefahren gerecht zu werden. Anders liegt aber die Sache, wenn man die bisher von den Gewebephysiologen noch sehr vernachlässigten mechanischen Einrichtungen zum Schutz gegen Tierfraß ebenfalls zu dem mechanischen System rechnet. Von diesem Standpunkte aus werden mancherlei Einrichtungen, welche bis jetzt rätselhaft waren, wie das angedeutete Beispiel, ferner die Wärzchen der Blätter vieler Moose, die schon besprochenen Unebenheiten der Schachtelhalmstengel, die warzenförmigen Gebilde gewisser Glockenblumen, die inneren Haare der Nymphaeaceen und dergleichen mehr in einem ganz anderen Licht erscheinen als bisher.

Die Wirkung sämtlicher bisher betrachteter mechanischer Schutzmittel beruht in letzter Instanz auf der Härte von Zellwänden. Schon solche Zellhäute, die mit Ausnahme der Cuticula und der cuticularisierten Schichten aus reiner Cellulose bestehen, können, wenn sie eine beträchtliche Dicke erreichen, den Angriffen der Schnecken einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen; ganz besonders häufig finden wir aber in den mechanischen Schutzorganen die Zellhäute mit Einlagerungen von kohlensaurem Kalk oder Kieselsäure versehen. Die naheliegende Ansicht, daß Verkalkung und Verkieselung auch als Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß wirksam sein müssen, ist schon wiederholt ausgesprochen worden, doch hat man meines Wissens noch kaum den Versuch gemacht, diese Ansicht durch Experimente zu beweisen.

2. Nutzen der Verkalkung von Zellhäuten.

In den Feilhaaren vieler Cruciferen findet sich kohlensaurer Kalk eingelagert, der nach dem Glühen der Haare bei den

---

1) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose in Pringsheims' Jahrbüchern Bd. XVII, 1886, S. 367.

Feilborsten die Umrisse der Höcker beibehält[1]). Wird das Kalksalz durch Essigsäure entfernt, so bleibt eine weiche Zellhaut zurück, das ganze Organ fühlt sich nicht mehr rauh, sondern weich an.

Von Erysimum cheiranthoides wurden mit Alkohol behandelte Blätter nicht stärker von Limax agrestis benagt als die durch ihren anhaltend bitteren Geschmack ausgezeichneten frischen Teile; erst nachdem das Calciumcarbonat durch Essigsäure entfernt worden war, konnten sich die Tiere der Blätter bemeistern.

Dasselbe Ergebnis zeigten analoge Versuche mit Pastinaca sativa und Torilis anthriscus, welche an Helix hortensis, pomatia und Arion empiricorum verfüttert wurden. Erst nach vorheriger Entfernung der Kalkeinlagerung vermittelst Essigsäure wurden die borstigen Blätter rasch verzehrt.

Hier ist also der Nutzen der Kalkeinlagerung ganz hervorragend und es liegt die Annahme sehr nahe, daß dies auch der Fall sein wird bei zahlreichen Algen, deren Härte auf Kalkeinlagerung in die Substanz der Zellhäute beruht: Arten der Gattungen Scinaia, Halimeda, Acetabularia[2]) und Verwandte, Corallineen u. s. w. Mit diesen Pflanzen habe ich bis jetzt noch keine Versuche ausführen können; daß aber schon einfache Auflagerung von Kalkkrusten von Bedeutung sein kann, geht aus einigen an Chara fragilis gemachten Beobachtungen hervor.

So lange in den Behältern, in welche die Charen gezogen werden, die Schnecken (Lymnaeus, Planorbis u. s. w.) noch hinreichend andere Nahrung, wie kleine Algen, abgestorbene Teile von anderen Wasserpflanzen finden, so verschonen selbst die großen Exemplare die harten Charen vollständig. Erst durch die Not getrieben machen sich die Tiere an dieselben heran, wobei es aber nur den größeren Exemplaren gelingt, die Charen zu beschädigen.

Durch Alkoholbehandlung wird nichts wesentliches an der Sache geändert; erst nachdem der kohlensaure Kalk durch Säuren entfernt worden ist, sind nunmehr auch die jüngeren Wasserschnecken befähigt, die weich gewordenen Charen aufzufressen.

---

1) Schenk, l. c. S. 27.

2) Vgl. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII u. Cramer, Über die verticillierten Siphoneen, Zürich 1887.

3. Nutzen der Verkieselung von Zellhäuten.

Die Verkieselung, welche z. B. bei vielen Gräsern des tropischen Afrika's so stark ist, daß die Blätter für unsere Haustiere ganz ungenießbar werden und selbst noch in Japan [1]) ein hauptsächliches Hindernis der Viehzucht bildet, ist in unseren Gegenden nur bei wenigen Grasarten (z. B. Phragmites, Nardus stricta) und zahlreichen Cyperaceen so stark, daß dadurch die betreffenden Pflanzen für Nager und Wiederkäuer ungenießbar werden. Die Bedeutung, welche den scharfen, schneidenden Blatträndern bei den Cyperaceen zukommt, ist hinreichend gewürdigt [2]), und auch auf die mannigfaltigen gröberen mechanischen Schutzeinrichtungen, welche bei Gräsern vorkommen, soll hier nicht näher eingegangen werden. Wie im Folgenden für einzelne Fälle gezeigt werden soll, wird der Schutz hier in der Mehrzahl der Fälle bedingt durch die Härte der verkieselten Häute der Oberhautzellen. Zwischen den letzteren ist in vielen Fällen eine Arbeitsteilung eingetreten. Neben den relativ schwach verkieselten, langen Epidermiszellen finden sich nämlich bei manchen Gräsern die schon lange bekannten kleinen Zellen, welche man, im Gegensatz zu den langgestreckten Oberhautzellen, mit denen sie bei manchen Formen ganz regelmäßig abwechseln, als Zwergzellen bezeichnet hat, über deren Funktion aber nichts sicheres bekannt ist.

Nach Güntz [3]) sind die dicken Membranen dieser Zwergzellen oft stark verkieselt, ein Umstand der uns über ihre Bedeutung kaum im Zweifel läßt.

Gräser von auffallender Härte sind bei uns selten und unsere guten Futtergräser, bei denen die Verkieselung relativ gering ist, werden denn auch gewöhnlich zu den gänzlich schutzlosen Pflanzen gezählt. Sie sind dies jedoch keineswegs, namentlich gegenüber den Schnecken, und es läßt sich zeigen, daß sie ohne die Verkieselung gar nicht existenzfähig wären, da sie wegen ihrer süßen, den Schnecken ganz besonders zusagenden Säfte, von diesen und wahrscheinlich vielen anderen omnivoren Tieren ohne weiteres vertilgt würden.

---

1) Nach einer gefälligen Mitteilung des Herrn Dr. Liebscher in Jena.

2) z. B. Kerner, Pflanzenleben.

3) Güntz, Max, Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima. Leipzig, 1886.

Wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt worden ist, gelingt es leicht, den Nachweis zu führen, welche hervorragende Bedeutung dem in den Zellmembranen eingelagerten und deren Härte bedingenden kohlensauren Kalk zukommt. Nicht ebenso einfach läßt sich der Nutzen der viel verbreiteten Kieselsäureeinlagerungen darthun. Man könnte ja allerdings die Kieselsäure durch Behandlung der Pflanzenteile mit Flußsäure entfernen und mit derartig behandelten Objekten und lebenden Teilen vergleichende Fütterungsversuche anstellen. Da aber mit der Entfernung der Kieselsäure zahlreiche andere Veränderungen der Objekte verbunden sind, so würden solche Versuche nur höchst unsichere Resultate zu Tage fördern. Bessere Ergebnisse lassen sich erzielen, wenn man von sonst kieselsäurereichen Pflanzen auf dem Wege der Wasserkultur, wie dies SACHS[1]) gethan hat, kieselsäurearme Exemplare heranzieht und mit kieselreichen Exemplaren zusammen den Versuchstieren vorlegt. Der Nutzen der Verkieselung gegen Tierfraß läßt sich übrigens schon, ohne Heranziehung von kieselarmen Pflanzen, für die Gräser und Cyperaceen beweisen.

Versuche.

Blätter und beblätterte Halme von Zea maïs, Baldingera arundinacea, Holcus mollis, Dactylis glomerata, Poa annua, Glyceria spectabilis, Triticum compositum wurden mit Ausschluß jeder anderen Nahrung an zahlreiche Exemplare von Helix hortensis und H. pomatia verfüttert. Die schwächere Gartenschnecke ließ mit Ausnahme von Maïs sämmtliche Blätter, auch die weichen von Poa annua entweder unberührt oder es waren doch nur schwache Spuren von Fraß zu bemerken. An dem Blatt des Welschkorns hatten die Tiere, von der Oberseite ausgehend, das Mesophyll, welches in langen Streifen zwischen den Nerven angeordnet ist, ganz allmählich zerfressen. Die resistentere Oberhaut der Blattunterseite war fast unversehrt geblieben.

In ähnlicher Weise wie die Gartenschnecke die Maïsblätter, hatte die robustere Weinbergschnecke auch noch die Blätter einiger anderen Grasarten beschädigt. Die Zerstörung war aber, in anbetracht der großen Mengen von Pflanzensubstanz, welche diese Tiere sonst zu fressen vermögen, nur sehr gering und bedeutend

---

1) Ergebnisse einiger neueren Untersuchungen über die in Pflanzen enthaltene Kieselsäure. Flora 1862.

verlangsamt durch die Härte der Gewebe. Außer den verkieselten Wandungen der Oberhautzellen kommen hier auch die derbwandigen Elemente der Blattnerven in Betracht, welche ganz unangetastet bleiben. Limax agrestis, welche wie bekannt in nassen Jahrgängen, welche die Vermehrung dieser Art in hohem Grad begünstigen, manchmal ungeheuren Schaden in den Getreidesaaten verursacht, ist dazu durch die spitzeren Zähnchen ihrer Radula befähigt. In gleichzeitig angesetzten vergleichenden Versuchen mit ihr und H. pomatia hatten hungrige Exemplare der Weinbergschnecken es kaum dazu gebracht, einige Löcher in die Grasblätter zu beißen, als die behende Ackerschnecke schon lange Streifen verzehrt hatte. Aber auch bei dieser Art gebietet der mechanische Schutz einer zu raschen Zerstörung Einhalt. Der sonst so sehr gefräßige Arion empiricorum, dessen Radula ähnlich wie bei Helix aus stumpferen Zähnchen zusammengesetzt ist, vermag den Gräsern nur geringen Schaden zuzufügen.

Ganz andere Resultate erhält man aber mit allen diesen Tieren, wenn man ihnen die zarten, basalen, noch in Wachstum begriffenen, unverkieselten Teile der Blätter und Internodien vorlegt, nachdem man von denselben die sie beschützenden, bereits ausgewachsenen und verkieselten Scheiden entfernt hat. Sowohl von den verschiedensten Gräsern, als auch von Scirpus, Carex, Equisetum wurden die noch weichen Teile begierig verzehrt und erst die in den ausgewachsenen Teilen eingetretene Verkieselung[1]) gebot der Zerstörung seitens der Tiere einen Halt.

Die Bedeutung fester Scheiden als Stützapparate für den intercalaren Aufbau der Halme von Gramineen und Cyperaceen, welche von Seite der Gewebephysiologen (Haberlandt l. c., wo auch die Litteratur) hinreichend gewürdigt worden ist, muß auch vom Gesichtspunkt des Schutzes gegen Tierfraß aus sehr hoch angeschlagen werden. Die noch zarten Stengel und Blätterteile sind durch die sie umgebenden verkieselten Scheiden gegen Tier- spez. Schneckenfraß geschützt und treten aus diesen erst hervor, nachdem sie schon durch Verkieselung ihrer Oberhaut hart geworden sind und den Angriffen der Tiere zu widerstehen vermögen.

Wie verhält es sich aber, wird man nun fragen, bei denjenigen Pflanzen, welche ebenfalls mechanisch geschützt sind und bei welchen

---

1) Miliarakis, Die Verkieselung lebender Elementarorgane bei den Pflanzen, Diss., Würzburg 1884, hier auch weitere Literaturcitate.

nicht wie bei den Gräsern und Cyperaceen das ausgeprägte basale Wachstum vorkommt, sondern die jungen noch im Wachstum begriffenen Teile — Stengel und Blätter — ohne weiteres offen daliegen. Eine auch nur einigermaßen vollständige Beantwortung dieser Frage, welche umfassende Vorstudien erfordern würde, kann hier nicht gegeben werden; es sollen nur einige der in Betracht kommenden Punkte hervorgehoben werden.

Bei Pflanzen mit Borstenüberzug werden die Haare wie bekannt, sehr frühzeitig ausgebildet und stehen an jungen noch nicht ausgewachsenen Pflanzenteilen sehr dicht gedrängt. Sie bilden, wie MOHL[1]) gezeigt hat, die Zentren, von denen die Verkieselung ausgeht. Bei manchen Pflanzen ist die Verkieselung auf die Haare beschränkt, häufiger greift sie von den Haaren aus weiter um sich und es entstehen verkieselte Scheiben, die bald von einander isoliert bleiben oder aber auch zu einem geschlossenen Panzer zusammenschließen können. Bei allen diesen Pflanzen, wo die Verkieselung anfangs nur partiell ist und es oft auch zeitlebens bleibt, ist der Zutritt zu den nicht verkieselten Teilen durch die unebene Beschaffenheit der Oberfläche in hohem Grade erschwert. Die verkieselten Membranstellen, Höcker, Haare ragen über die zarteren Teile der Oberfläche hervor und bilden eine schützende Hülle, die gerade in den noch im Wachstum begriffenen Teilen, wo die Verkieselungszentren einander noch näher gerückt sind, besonders dicht ist.

Wenn auch die vorher beschriebenen Versuche mit Gräsern kaum einen Zweifel an der Wichtigkeit der Verkieselung aufkommen lassen, so war es doch erwünscht, die Beweisführung zu vervollständigen durch Fütterungsversuche mit zu diesem Zweck kieselarm erzogenen Pflanzen.

Bevor ich zur Mitteilung der eigenen Versuche schreite, ist es hier der Platz auf einige Experimente anderer Forscher hinzuweisen, welche den Nutzen der Kieseleinlagerungen bereits beobachtet haben. Nach KNOP[2]) haben stärker verkieselte Pflanzen wenig unter Schmarotzerpilzen zu leiden, und die kieselsäurefreien Lithospermumpflanzen VON HOEHNEL's[3]) waren den An-

---

1) Über das Kieselskelett lebender Pflanzenteile. Bot. Zeitung 1861, S. 226.

2) Kreislauf des Stoffes I, S. 221 zitiert nach v. HOEHNEL.

3) Beiträge zur Kenntnis der Bedeutung der Kieselsäure für die Pflanze in F. HABERLANDT's Wissensch. prakt. Unters. auf d. Gebiet des Pflanzenbaues, Bd. II, Wien 1877.

griffen von Blattläusen stärker ausgesetzt als diejenigen, denen die Kieselsäure nicht entzogen worden war.

In meinen Versuchen zog ich Maïspflanzen in Wasserkulturen, zu denen die für die Entwickelung der Pflanzen notwendigen Salze verwendet worden waren. Den einen Pflanzen wurde jedesmal bei Erneuerung der Nährflüssigkeit etwas kieselsaures Natron gegeben, während die anderen keine Kieselsäure zugeführt erhielten. Beiderlei Pflanzen gediehen gut und unterschieden sich schon in den ersten Wochen durch die ganz beträchtliche Differenz in der Rauheit der Blätter. Strich man mit der Fingerrückenseite den Blattrand der kieselfrei resp. kieselarm erzogenen Pflanzen von oben nach unten, so war an den etwas schlaffen Blättern nur eine geringe Rauheit zu bemerken, während die Blattränder der verkieselten Blätter beinahe in die Haut einzuschneiden vermochten. Die einzelligen Zähnchen der Blattränder waren bei beiderlei Pflanzen gleich stark ausgebildet, ihre Membranen gleich dick; sie unterschieden sich nur durch ihre mechanischen Eigenschaften. Während die Zähnchen der kieselfrei gezogenen Blätter einer dem Blattrand entlang geführten Nadel durch Umbiegen auswichen, war bei den verkieselten Blättern schon ein gewisser Nachdruck notwendig, um die Zähne zu biegen. Auch die ganze Oberfläche der nicht verkieselten Blätter ist viel weicher und viel leichter verletzbar als bei den unter Zufuhr von kieselsaurem Natron herangewachsenen Exemplaren.

Wenn die vergleichende Untersuchung der Blätter den Erfolg vergleichender Fütterungsversuche schon mit Sicherheit voraussehen ließ, so übertraf doch der Erfolg noch die Erwartungen. Während Helix hortensis, wie wir gesehen haben, die Blätter der unter gewöhnlichen Umständen, bei Zufuhr von Kieselsäure, gewachsenen Maïspflanze nur ganz allmählich zu verzehren vermag, frißt sie in die nicht verkieselten Blätter in kurzer Zeit große Löcher. Ein höheres Interesse beansprucht die den Getreidearten oft so sehr verderbliche Ackernacktschnecke. Vier mittelgroße Exemplare dieser Art erhielten ein Fragment eines verkieselten Blattes und ein viermal so großes Stück eines kieselfreien resp. kieselarmen Blattes. Am folgenden Tag waren von dem langen, weichen, kieselarmen Blatt nur noch die Gefäßbündel übrig, während auch nach drei Tagen das verkieselte Fragment erst Spuren von Verletzung aufwies. Auch sehr kleine, junge Individuen dieser Schnecke, die erst vier bis fünf mm lang waren, bissen ohne Mühe Streifen aus den unverkieselten Blättern heraus. Jeder-

mann wird nach diesen Versuchen zugeben, daß die Verkieselung die conditio sine qua non für die Existenz der Gräser ist.

4. Schleime als Schutzmittel gegen Schneckenfrafs.

Die Extraktion der Blätter mit Alkohol, welche so häufig mit Erfolg angewendet worden war, um zu entscheiden, ob eine Pflanze mechanisch oder chemisch geschützt ist, schien mich bei einigen zufällig herausgegriffenen Pflanzen im Stich zu lassen. Blätter z. B. von Tilia, Valerianella olitoria, welche sich weder durch Härte, noch Borstenbekleidung auszeichnen, waren in mehreren Versuchen von den Schnecken so gut wie verschont geblieben. In der Meinung, daß dies auf der Beschaffenheit der Säfte beruhe, wurden die Blätter abermals und zwar mit siedendem Alkohol extrahiert, aber ohne wesentlichen Erfolg; auch jetzt noch fraßen die Tiere nur in der Not die Blätter an, so daß mir nur noch die Annahme übrig blieb, daß ein in Alkohol nicht löslicher Bestandteil des Blattinneren die schützende Wirkung ausüben müsse. Es wurden nun die Versuche wiederholt, zunächst mit folgenden Pflanzen: Tilia ulmifolia, Valerianella olitoria, Althaea officinalis, die sämtlich viel Schleim enthalten. Vorgelegt wurden dieselben in frischem und ausgelaugtem Zustand folgenden Schnecken: Arion empiricorum, Limax agrestis, Helix pomatia, H. arbustorum, H. fruticum, H. hortensis. Eine Bevorzugung der extrahierten Blätter gegenüber den frischen war in vielen Fällen nicht zu beobachten, in anderen ziemlich gering, absolut nicht vergleichbar mit dem, was für die chemisch geschützten Pflanzen wiederholt festgestellt worden war. Es blieb also nur übrig anzunehmen, daß der bei den erwähnten Pflanzen massenhaft vorhandene Schleim die Schnecken vom Genuß abhält. Man könnte vielleicht die Einwendung machen, daß Althaea dank ihrer Haare verschont bleibt. Dieser Einwand wird jedoch entkräftet durch die Thatsache, daß auch die ausgelaugten, glatten schleimreichen Blumenblätter der Malven nur ungern verzehrt werden.

Bei Tilia könnte man, außer den weichen Haaren, an den schwer extrahierbaren Gerbstoff denken. Behaarung und Gerbstoffgehalt treten aber bei dieser Pflanze weit zurück gegen dem, was wir in dieser Beziehung bei der Haselnuß finden, deren Blätter doch selbst von der empfindlichen Helix hortensis angefressen werden.

Schleimreiche Wurzeln und Wurzelstöcke werden von den genannten Schnecken ebenfalls kaum berührt. Bei Symphytum

officinale, deren oberirdische Vegetationsorgane rauhe Borstenhaare führen, wird der Schutz der unterirdischen Teile durch den massenhaft angehäuften Schleim hergestellt. Am deutlichsten geht jedoch die Schutzwirkung des Schleims aus der Untersuchung der Cacteen hervor. Die Mehrzahl dieser Gewächse besitzt in den Stacheln und anderen Anhängseln Schutzwaffen, deren Wirkungsweise hinreichend bekannt ist. Bei vielen Formen aber sind die Stacheln keineswegs dicht nebeneinander inseriert, sondern lassen, wie bei vielen Opuntien, Cereusarten ziemlich große Zwischenräume übrig, durch welche kleinere Tiere, namentlich Schnecken sehr leicht eine Angriffsstelle finden können. Viele epiphyte Arten endlich sind stachelfrei oder doch nur mit sehr wenig Stacheln versehen. Da es in der Heimat dieser Pflanzen keineswegs an Schnecken fehlt, so war es mir, bevor ich mit der Wirkung der Schleime bekannt war, durchaus rätselhaft, durch welche Eigenschaften diese Pflanzen gegen diese gefräßigen Tiere gesichert sind. Zuerst dachte ich an Gerbstoff, der allerdings bei manchen Formen sich vorfindet — z. B. in den jungen, lebhaft roten Trieben von Cereus speciosissimus in den Nebenzellen der Schließzellen der Spaltöffnungen — aber in solch geringen Quantitäten, daß er nur geringen Schutz gewähren kann.

Ältere Triebe von Cacteen besitzen allerdings eine dicke, feste Cuticula, ein Schutz, der aber den jungen, noch in Längenwachstum begriffenen Sprossen abgeht.

Versuch.

Den schon mehrfach mit einander erwähnten sechs Schneckenarten wurden frische und ausgelaugte Stücke der von ihren Stacheln befreiten flachen Sprosse von Cereus phyllantoides vorgelegt. Von beiderlei Stücken fraßen die hungrigen Tiere nur wenig und äusserst langsam. Ähnlich verhielten sich die Tiere gegenüber geschälten Sprossen von Cereus flagelliformis, C. giganteus, Opuntia vulgaris.

Zur Gegenprobe wurden nun Versuche angestellt mit solchen Cacteen, welche keinen Schleim führen, wie Echinocereus Williamsii, Mammillaria prolifera, dafür aber durch einen ekelhaften Geschmack ausgezeichnet sind.

Wie ich erwartet hatte, fraßen Limax agrestis, Arion hortensis und Helix hortensis die ausgelaugten, nunmehr geschmacklosen Stücke, während die frischen Stücke kaum berührt wurden.

Wie Mammillaria prolifera verhalten sich auch andere Arten dieser Gattung. Nach de Bary (Anatomie S. 216) entbehren dieselben der den verwandten Gattungen zukommenden Schleimschläuche; bei manchen Arten treten dafür reich verzweigte Gänge auf, deren Saft in weißen Tropfen aus Wunden hervorquillt. Ich habe den anatomischen Verhältnissen nicht weiter nachgeforscht, aber, wie schon erwähnt, gefunden, dass alle darauf hin geprüften Mammillarien und auch andere Cacteen, welche nicht schleimig schmecken, sich durch ihren unangenehmen Geschmack auszeichnen. Schleim und die widerwärtig schmeckenden Stoffe unbekannter Art[1]) vertreten also einander bei vielen Cacteen: beide wirken als Schutz gegen Schnecken und wohl auch noch gegen andere Tiere. In anderen Fällen wieder (z. B. bei Echinocereus pentalophus) findet eine Häufung von Schutzmitteln statt; sie schmecken zugleich schleimig und unangenehm.

Die Bedeutung der Schleime wird von verschiedenen Autoren in deren wasserhaltenden Kraft gesucht, eine Annahme, die a priori manches für sich hat und mit der hier vertretenen Auffassung nicht unvereinbar ist. Bewiesen ist jedoch diese Annahme bis jetzt nicht und die vergleichende Untersuchung verschiedener succulenter Gewächse, die ähnlichen Bau haben und ähnlichen Vegetationsbedingungen angepaßt sind und von denen die einen Schleim führen, die anderen schleimfrei sind, läßt die erwähnte Annahme einstweilen noch fraglich erscheinen. Jedenfalls ist die Rolle des Schleims als Regulator der Wasserabgabe sehr gering und kommt nur wenig in Betracht neben der Wirkung der Cuticula. Losgelöste Opuntienglieder bleiben, wie bekannt, monatelang lebendig und schrumpfen nur ganz allmählich ein. Tödung der Triebe (z. B. durch Schwefelkohlenstoffdämpfe) beschleunigt etwas das Eintrocknen, doch trocknen diese auch erst nach vielen Wochen ein. Entfernt man aber die Oberhaut bloss von einem Teil der Oberfläche, so genügen 2—3 Tage, um die Einschrumpfung herbeizuführen.

1) Vor kurzem hat Lewin (Über Anhalonium Lewinii in Archiv f. Experim. Pathologie und Pharmokologie von Naunyn und Schmiedeberg, Bd. XXIV, 1888) bei einer neuen Anhaloniumart ein heftig wirkendes Alcaloid entdeckt. Ebendaselbst eine Übersicht der Litteratur über einige giftige Arten der sonst vorwiegend mechanisch geschützten Cacteen.

Ich möchte daher, so lange nicht beweiskräftige Versuche über die angebliche Bedeutung der Schleime als Regulatoren der Wasserabgabe erbracht worden sind, deren Bedeutung — selbstverständlich abgesehen von ihrer Rolle im Stoffwechsel, wo sie in vielen Fällen zweifellos als Reservestoffe zu betrachten sind — hauptsächlich in dem Schutz gegen Tierfraß suchen. Die bei den Cacteen beobachteten Erscheinungen sprechen sehr für diese Ansicht.

5. Gallertbildungen.

Ein guter Teil der Algenformen, welche in unseren süssen Gewässern leben, zeichnet sich durch die schleimige Beschaffenheit ihrer Oberfläche aus. Klebs [1]), dem wir höchst interessante Aufschlüsse über Beschaffenheit und Eigenschaften dieser Überzüge verdanken, hebt mit Recht hervor, dass dieselben von den gewöhnlichen Pflanzenschleimen zu sondern sind. Die hauptsächlichste Eigenschaft der letzteren, die Aufquellung in Wasser fehlt nämlich meistens dem Bestandteil der Algen, der im Wasser unverändert bleibt und deshalb mit Recht durch Klebs von den Schleimen unterschieden und als Gallerte bezeichnet worden ist.

Für die Desmidiaceen hat Klebs [2]) nachgewiesen, welchen Anteil gewisse Gallertausscheidungen an den merkwürdigen Bewegungen dieser Organismen haben. Hier soll auf ihre Bedeutung als Schutzorgane gegen Tierfrass hingewiesen werden.

Die mit einer starken Gallerthülle versehene Nitella syncarpa wird von Lymnaeus stagnalis verschont, so lange noch andere zusagende Nahrung vorhanden ist. Aber auch bei Abschluss jeden anderen Futters brauchen selbst grosse Exemplare dieser Wasserschnecke viele Tage, um ein einige cm langes Stück dieser Alge zu vernichten. Ähnliche Resultate ergaben Versuche mit dem gallertigen Thallus von Chaetophora elegans, den schlüpferigen Rasen von Batrachospermum moniliferum und den braunen Gallertkugeln von Rivularia (Gloiotricha) Brauniana.

Nostoc commune, sowie auch die Gallertflechte Collema

---

1) Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten; Unters. aus dem Bot. Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 334.

2) Über Schleimbildung und Bewegung der Desmidiaceen: Biologisches Centralblatt, IV, 1885.

granosum werden weder von Landschnecken noch von Wasserschnecken berührt und zwar auch dann nicht, nachdem sie längere Zeit in Alkohol gelegen haben.

Gallertüberzüge, welche die Angriffe von Tieren abwehren können, sind übrigens nicht auf die Algen beschränkt, sondern kommen auch bei Phanerogamen vor. So sind z. B. die kugeligen Winterknospen der Utricularien nach SCHENK (Biologie der Wassergewächse S. 90) mit einem dicken, durchsichtigen Schleim überzogen, der sie glatt und schlüpfrig macht. Versuche habe ich mit diesen Winterknospen nicht angestellt, da durch das Vorhandensein anderer mechanischer Schutzmittel — scharf zugespitzte Haare — die Deutung der Versuche erschwert würde.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen, zu welchen ich noch andere hinzufügen könnte, werden wir nicht fehl gehen in der Annahme, daß die bei so vielen Algen vorhandenen äußeren Gallerthüllen und vielleicht auch die bei Meeresalgen häufige schleimige Beschaffenheit der Gewebe, neben anderen Funktionen, welche hier unberücksichtigt bleiben können, die Bedeutung von Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß haben. Daß diese Verteidigungsmittel, wie alle anderen, nur relativen und nicht absoluten Schutz gewähren, ändert nichts an dieser Auffassung. Ebenso wenig wird sie berührt durch das Vorkommen spezifischer Feinde, die wie bei einer Art von Patella[1]) fast ausschließlich in Hohlräumen der Rhizoiden der schleimreichen Laminaria digitata gefunden werden.

Eine Bestätigung der hier vertretenen Auffassung wäre gegeben, wenn es sich herausstellte, daß diejenigen Algen, welche der Gallertbildungen entbehren, dafür andere mechanische oder chemische Schutzmittel besitzen.

Sehr arm an Gallertbildungen (KLEBS, p. 393) sind manche Chlorosporeen, z. B. Conferva, Chroolepus, Cladophora, ferner die Mehrzahl der Oedogonien, Bulbochaete, Vaucheria. Bei Bulbochaete und manchen Oedogonien, bei Coleochaete, finden wir mechanische Schutzmittel in Gestalt der bekannten Borsten. Bei den Charen tritt an Stelle der fehlenden Gallertscheide die Kalkinkrustation. Bei Cladophora kann man an die ziemlich beträchtliche Stärke der Zellhäute und an die Kalkinkrustation denken, während man bei den zarten

---

1) Johnston, G., Einleitung in die Konchyliologie, herausgegeben von Bronn, Stuttgart 1853, S. 358.

Vaucherien das Vorkommen von chemischen Schutzmitteln vermuthen wird. Ohne Zweifel wird eine Durcharbeitung der Algen nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten mancherlei interessante Ergebnisse zu Tage fördern.

Die Schutzfunktion von Gallerthüllen ist keineswegs auf das Pflanzenreich beschränkt, sondern wir finden sie auch im Tierreich sehr verbreitet. In vielen Fällen tritt hier die Bedeutung der Gallerthüllen so scharf hervor, daß sie schon längst erkannt worden ist. Ich erinnere hier bloß an die Gallertmassen, in welchen die Eier vieler Fische, Amphibien, Wasserschnecken u. s. w. eingehüllt sind und durch welche sie nicht nur gegen das Eintrocknen geschützt, sondern auch den Angriffen zahlreicher Feinde entzogen sind. Ich weiß nicht ob von Seite der Zoologen Versuche angestellt worden sind, welche den Nutzen der Gallertscheiden darthun. Ich erlaube mir daher die Ergebnisse einiger Versuche, welche ich mit Froscheiern (Rana temporaria) ausgeführt habe, mitzuteilen.

Ein kleiner Paradiesfisch (Macropoda), welcher die aus ihrer Gallerthülle herausgenommenen Eier begierig verzehrte, verschluckte allerdings auch die Eier, welche noch in der Gallerte staken, um sie aber sofort wieder auszuspucken. Derselbe Fisch, welcher den intakten Eiern nicht beizukommen vermochte und sich nur in Ermangelung eines Besseren daran machte, stellte später den jungen Froschlarven begierig nach und verzehrte in kurzer Frist alle, die in sein Bereich kamen.

Versuche mit Lymnaeus stagnalis. In einem Gefäß befanden sich sechs Froscheier mit und sechs Eier ohne Gallerthülle. Einige hineingesetzte Lymnaeusindividuen verzehrten sofort die nackten Eier. Die noch mit ihren Gallerthüllen versehenen Eier waren auch nach zwei Tagen noch fast unversehrt.

Wirkungsweise der Schleim- und Gallertbildungen.

Nachdem einmal die Schutzwirkung von Schleim- und Gallertbildungen erkannt worden ist, bleibt zu erörtern, in welcher Weise die Fernhaltung der Schnecken zu Stande kommt.

Haben stark ausgehungerte Tiere schließlich geringe Mengen einer schleimreichen Pflanze gefressen, so geben sie die aufgenommene Speise in Gestalt dicker, praller, wurstförmiger Faeces von sich. Verdauung des Schleimes scheint nicht oder nur in

geringem Maße stattzufinden. Ein Grund für die geringe Aufnahme ist aber die schwere Verdaulichkeit nicht, da ja andere Substanzen, wie Kartoffelstärke, die auch unverdaut durch den Darm gehen, in ganz bedeutenden Mengen gefressen werden.

Die direkte Beobachtung der Tiere zeigt folgendes.

Versuch.

Ein mehrere Internodien langes Stück von Nitella syncarpa wurde in ein Becherglas gebracht, in welchem sich einige hungrige Individuen von Lymnaeus stagnalis befanden. Hier konnte nun direct wahrgenommen werden, wie die Tiere vergebliche Versuche machten, die langen Internodialzellen anzubeißen. Die Radula glitt an der festen Gallerte, welche die Thalluszellen umgiebt, ab, ohne daß ihre Zähne einzubeißen vermochten. Auch mit einem scharfen Rasiermesser gelingt es nicht ohne Weiteres, die an einem Ende festgehaltenen Internodialzellen anzuschneiden. Die durch ihre Gallerthülle geschützte, elastische Zelle weicht von der scharfen Messerschneide zurück. Ganz in derselben Weise weicht die Pflanze den wiederholten Greifbewegungen der gefräßigen Tiere aus, denen es meist erst nach vielen vergeblichen Anstrengungen gelingt, die Internodialzellen anzubeißen und deren Leben dadurch zu vernichten. Meist fallen vorher die kürzeren und dünneren Blättchen den Schnecken zum Opfer. Kleinere Exemplare derselben Schneckenart vermögen der Nitella gar keinen Schaden beizufügen.

Auch bei Chaetophora elegans kann man beobachten, daß die Bemühungen der Tiere, den gallertartigen Thallus anzubeißen, meist vergeblich sind.

Für die in ihrem Innern Schleim führenden Pflanzen ist der Sachverhalt derselbe. Längere Zeit sah ich einer Limax agrestis zu, welche vergebliche Versuche machte, ein ausgelaugtes Blatt von Valerianella olitoria zu bemeistern. Nach etwa einer Viertelstunde hatte das sonst so rasch fressende Tier nur einige wenige Löcher in das schlaffe Blatt gerissen.

Im Gegensatze zu der auch chemisch geschützten Valerianella werden Querscheiben des schleimreichen Wurzelstocks von Symphytum von den ausgehungerten Tieren auch im frischen Zustande angegriffen. Auch hier zeigt die direkte Beobachtung der nagenden Mollusken, daß sie trotz aller Bemühungen nur wenig auszurichten vermögen. Die Zähne der Radula gleiten sehr leicht

von der schlüpfrigen Oberfläche ab und erst nach längerer Zeit treten die Spuren ihrer Thätigkeit deutlicher hervor.

Ähnlich verhalten sich die Tiere gegenüber den schleimreichen Sprossen von Cacteen z. B. Opuntia vulgaris. Sind die Tiere vorher mit zusagendem Futter versehen gewesen, und wird ihnen, nachdem sie mit Wasser übergossen worden sind — eine Prozedur, die ihren Heißhunger ganz besonders zu wecken vermag — ein von seiner Oberhaut befreites Opuntiaglied vorgelegt, so machen sie sich an die saftige Speise heran, entfernen sich aber meist nach einigen vergeblichen Bemühungen von der schwer anzubeißenden, schlüpfrigen Masse. Erst nach längerer Fastenzeit kehren sie zu der vorher verschmähten Opuntia zurück, um sie dann ganz allmählich aufzufressen. Noch viel größere Schwierigkeiten bereiten diese schleimreichen Pflanzen den mit weniger scharfen Radulazähnen versehenen Schneckenarten wie Helix hortensis und Arion hortensis.

6. Rhaphiden.

Am Anfang des vorhergehenden Abschnittes (S. 633) ist hervorgehoben worden, daß die Auslaugung von Pflanzenteilen mit Alkohol, welche so häufig mit Erfolg angewendet worden war, um zu entscheiden, ob eine Pflanze mechanisch oder chemisch geschützt ist, in einer Anzahl von Fällen zu versagen schien. Es war dies der Fall bei Pflanzen, welche durch einen großen Schleimgehalt ausgezeichnet sind. Analoge Zweifel entstehen bei der Untersuchung von Gewächsen, welche zwar Schleim führen, aber in so geringen Mengen, daß er kaum als Schutzmittel in Betracht kommen kann.

In einer Reihe von Versuchen waren z. B. Blätter von Arum maculatum, Narcissus poeticus, Leucojum vernum, Keimpflanzen von Impatiens noli tangere in frischem und ausgelaugtem Zustande vier Helixarten (H. hortensis, arbustorum, fruticum, pomatia) vorgelegt worden. Sämtliche Schnecken verhielten sich im wesentlichen gleich und ließen — der Versuch dauerte etwa vierundzwanzig Stunden — die ausgelaugten wie die frischen Pflanzen unberührt oder, wenn sie sich an die eine oder die andere heranmachten, so war eine Vorliebe für die ausgelaugten Blätter nicht zu bemerken. Weiter fortgesetzte Versuche ließen bald erkennen, daß die genannten Pflanzen dem Vorkommen von Rhaphiden ihre Immunität verdanken.

Arum maculatum. Wird ein Blatt dieser angeblich in allen Teilen sehr giftigen Pflanze einem hungrigen Kaninchen vorgelegt, so beißt das Tier in die ihm unbekannte, verlockend saftige Speise. Fast sofort läßt es aber wieder davon ab und macht allerlei vergebliche Anstrengungen, um sich des brennenden Mundinhaltes zu entledigen. Erst nach mehreren Minuten hören die Würgbewegungen des aufgeregten Tieres auf.

Auch Schnecken lassen, wie schon erwähnt, die Arumblätter unangetastet; selbst nach mehrtägiger Fastenzeit liegen die Blätter noch unberührt. Einige Exemplare der Ackerschnecke (Limax agrestis) bekamen eine frische Knolle unserer Pflanze. Die Tiere bissen begierig die saftige Knolle an, schreckten aber sofort zurück und die längere Zeit fortgeführten heftigen Würgbewegungen ließen deutlich erkennen, daß die Speise den Tieren sehr schlecht bekommen war.

Auch auf unsere Organe ist die Wirkung dieser Pflanze überaus schmerzhaft. Bringt man ein kleines Fragment eines Blattes oder einer Knolle von Arum auf die Zunge, so macht sich beim Kauen, und oft schon vorher, nach dem zuerst süßlichen oder mehligen Geschmack ein äußerst schmerzhaftes Brennen wahrnehmbar.

Der Umstand, daß der Schmerz streng auf die Berührungsstellen beschränkt bleibt und das stechende, brennende Gefühl, ließen sofort in mir die Vermutung aufkommen, daß die brennende Wirkung nicht etwa einem im Saft gelösten Gifte, sondern den äußerst zahlreichen feinen Rhaphiden zuzuschreiben sei und dies umsomehr, als ja die hautrötende Wirkung der Rhaphiden von Scilla maritima und anderen Pflanzen schon lange festgestellt ist. Der brennende Geschmack unserer einheimischen Araceen konnte selbstverständlich den Vätern der Botanik, welche ja sämtliche Pflanzen auf ihren Geschmack untersuchten, nicht entgangen sein. So sagt TABERNAEMONTANUS in seinem Kräuterbuch (Basel 1687, S. 1122) von der ähnlich wie Arum schmeckenden Calla palustris „am Anfang, wo man sie kauet, scheinet sie ungeschmackt zu sein, aber bald darauf zwackt sie die Zungen, gleich als steche man sie mit den allerkleinsten Dörnern.“

Nach einer vielverbreiteten Annahme soll die brennende Schärfe der Knollen unserer Pflanze beim Trocknen oder Kochen verschwinden. Ich kann diese Annahme nicht bestätigen. Die Schärfe

bleibt, wenn auch in gemindertem Grade, nach längerem Kochen erhalten. Ihre Abnahme beruht nicht etwa auf einer Zersetzung oder Auflösung eines scharfen Stoffes in der Kochflüssigkeit, sondern sie erklärt sich ganz einfach aus dem Befunde mikroskopischer Untersuchung der zerdrückten Knollenbestandteile. Die Rhaphiden treten nicht, wie aus den verletzten Geweben der frischen Pflanze massenhaft aus ihren Behältern hervor, sondern die meisten bleiben zu Bündeln vereinigt in den Zellen, in welchen sie entstanden sind, eingeschlossen nnd nur wenige verteilen sich in der Untersuchungsflüssigkeit. Außerdem mögen die verkleisterten Stärkekörner und die durch das Kochen bedingte Veränderung bezw. Auflösung des Schleimes, welcher das Austreten der Rhaphiden, aus den Zellen bedingt, dazu beitragen, die Stärke der Rhaphidenwirkung auf den Schleimhäuten des Mundes herabzusetzen. Immerhin entwickelt sich auch hier beim Zerreiben der Gewebestückchen auf der Zunge ein äußerst lästiges, anhaltendes Brennen und es sind jedenfalls die jetzt kaum mehr verwendeten Tubera Ari ein medizinisches Nahrungsmittel von höchst zweifelhaftem Wert.

Auch an den trockenen Knollen geht selbst bei alter Ware, die brennende Schärfe nicht verloren. Wenn sie auch hier bedeutend gemildert erscheint, so erklärt sich dies aus dem Umstande, daß auch hier die Rhaphiden weniger leicht und weniger rasch aus ihren Behältern austreten und sich infolgedessen nicht so massenhaft in das Zungen- oder Gaumenepithel einbohren.

An Knollen und Stengelteilen, welche längere Zeit mit kochendem absolutem Alkohol behandelt worden waren, ging die Schärfe ebenfalls nicht verloren, wie es der Fall sein müßte, wenn sie einem flüchtigen Stoff zu verdanken wäre. Eine Schwächung des brennenden Geschmacks ist allerdings wahrzunehmen, erklärt sich aber in befriedigender Weise bei Betrachtung der Schnitte unter dem Mikroskope. Die Rhaphiden bleiben auch hier in ihren Behältern enthalten oder trennen sich, wenn künstlich nachgeholfen wird, doch nur ganz allmählich voneinander. Die Wirkung des Schleimes ist hier paralysiert, und dieser Versuch liefert hiermit den klaren Beweis für die hohe Bedeutung desselben zur Herbeiführung der unangenehmen, ja vielleicht gefährlichen Wirkung der Rhaphiden.

Ein weiterer Beweis dafür, daß die brennende Wirkung unserer Pflanze auf den Rhaphiden beruht, wurde folgendermaßen erbracht.

Eine Anzahl Blätter wurden in einem Mörser zerrieben, der dicke, schleimige Saft ohne Zusatz von Wasser wiederholt filtriert

bis zur Herstellung einer vollständig klaren, fast farblosen Flüssigkeit. Diese letztere zeigte einen nicht unangenehmen, süßlichen Geschmack, der an etwas fade Süßkirschen erinnerte. Von kratzender oder scharfer Nachwirkung war keine Spur vorhanden. Dagegen riefen geringe, auf die Zunge gebrachte Spuren des auf dem Filter zurückgebliebenen, wiederholt gewaschenen Restes das charakteristische Brennen hervor.

Eins geht also zunächst aus dem beschriebenen Versuch hervor, daß nämlich die Schärfe nicht an eine im Saft gelöste Substanz gebunden ist, sondern durch nicht filtrierbare Körper bedingt sein muß. Da es ferner gelingt, dieselbe brennende Wirkung herbeizuführen durch isolierte Rhaphiden, welche aus macerierten Arumblättern gewonnen sind, so ist der Beweis erbracht, daß die Arumpflanze den Rhaphiden ihren brennenden Geschmack verdankt.

Zur Erhärtung dieser Ansicht mögen noch einige weitere Versuchsresultate mitgeteilt werden, welche zugleich die Bedeutung der Rhaphiden als Schutzmittel aufs deutlichste hervortreten lassen.

Im Blütenschaft von Arum sind die Krystallnadeln nur in der Peripherie des Querschnitts zu finden. Die zentralen Teile, in welchen zahlreiche Gefäßbündel verlaufen, sind vollständig frei davon. Die geschälten und sorgfältig abgespülten mittleren Teile rufen denn auch kein Brennen auf der Zunge hervor, sondern sie sind von mildem Geschmack und werden von Schnecken gern gefressen. Ein ähnlicher, wenn auch nicht so scharfer Gegensatz besteht zwischen den äußeren und inneren Teilen der Knollen.

Durch Behandlung mit verdünnter Salzsäure lassen sich die Rhaphiden entfernen, und derartig behandelte Blattfragmente werden, wie der folgende Versuch zeigt, rascher gefressen als andere, welche bloß mit Essigsäure behandelt worden sind, bei welcher Prozedur bekanntlich die Kalkoxalatkrystalle erhalten bleiben.

Versuch.

Blattfragmente von Arum maculatum wurden in Alkohol gekocht und ein Teil derselben nachher mit Essigsäure, ein anderer mit verdünnter Salzsäure behandelt, die Säuren schließlich durch kochenden Alkohol entfernt und die Stücke, nach vorheriger Eintrocknung, in Wasser zum Aufquellen gebracht. Die Versuchstiere erhielten je ein bloß mit Alkohol behandeltes und außerdem je ein mit Essigsäure und je ein mit Salzsäure behandeltes Stück. In den mit Essigsäure behandelten Fragmenten waren die Rhaphiden

noch vorhanden, aus den in Salzsäure gewesenen waren sie verschwunden. Obwohl, wie schon hervorgehoben worden ist, die Wirkung der Rhaphiden durch die Behandlung mit Alkohol und Essigsäure bedeutend beeinträchtigt wird, so war doch ein Unterschied wahrzunehmen. Die Tiere (Arion hortensis, Limax agrestis) verzehrten rasch die von Rhaphiden befreiten Blattstücke, während sie sich nur allmählich der bloß mit Essigsäure behandelten Fragmente bemeisterten. Die allein mit Alkohol behandelten Stücke wurden kaum berührt. Durchtränkung der Blattstücke mit Zuckerwasser hob die Unterschiede nicht auf.

Scilla maritima. Die Eigenschaft der langen Rhaphiden von Scilla maritima, sich in die Haut einzubohren und dort Reizwirkungen hervorzurufen, ist schon längere Zeit bekannt [1]).

Der Geschmack der frischen Zwiebelschalen der weißschaligen Form der Meerzwiebel ist erst süßlich und schwach bitter. Bald darauf macht sich ein heftiges, andauerndes Brennen bemerkbar.

Der durch Auspressen der frischen Zwiebel erhaltene, durch wiederholtes Filtrieren von den Rhaphiden befreite, schleimige Saft schmeckt angenehm süßlich, von brennendem Nachgeschmack ist gar nichts wahrzunehmen. Übergießt man den Rhaphiden haltigen Schleim mit Wasser und überläßt ihn der Fäulnis, so kann man durch Überbringen der isolierten wiederholt gewaschenen Rhaphiden auf die Zunge auch nach Wochen noch die brennende Wirkung hervorrufen, welche also einzig und allein durch die sich in das Zungen- und Gaumenepithelium einbohrenden Rhaphiden bedingt ist. Mit größeren Tieren wurden keine Versuche angestellt. Der Umstand, daß die Meerzwiebel als Ratten- und Mäusegift vielfach Verwendung findet, spricht aber schon genügend für ihre gefährlichen Eigenschaften, die, wenn auch nicht allein, doch aber zum Teil den Krystallnadeln zuzuschreiben sein werden.

Die Weinbergschnecke beißt begierig in das süße saftige Gewebe der Zwiebelschalen, schreckt aber bald heftig zurück unter ähnlichen Würgbewegungen, wie ich sie schon bei Arum maculatum beschrieben habe.

An Helix hortensis und Limax agrestis wurden dieselben Erscheinungen beobachtet. Daß die Tiere einzig und

---

1) Siehe Flückiger: Pharmacognosie des Pflanzenreichs. Berlin 1883, S. 585, wo auch die Litteratur angegeben ist.

allein durch die Rhaphiden zurückgeschreckt werden, zeigte aufs deutlichste folgender Versuch.

Ein paar hungrige Gartenschnecken, denen eine Zwiebelschale von Scilla vorgesetzt worden war, fielen mir auf dadurch, daß sie das zarte Gewebe der Innenseite der Schuppe begierig verzehrten, deren Außenseite aber vollständig unberührt ließen. Die mikroskopische Untersuchung der Zwiebel gab hierüber genügende Aufklärung. Auf Querschnitten durch die Schuppen findet man die Rhaphidenzellen nach der Außenseite der Schuppen hin, und zwar ungefähr von der Mitte aus bis in die Nähe der Epidermis, während die Innenseite vollständig frei davon ist. Dünne Schnitte durch den inneren rhaphidenlosen Theil der Schuppen haben einen süßlichen, nicht unangenehmen Geschmack und lassen keine Spur von dem brennenden Geschmack der Blattaußenseite erkennen. Sobald aber der Schnitt etwas tiefer in die Blattsubstanz eindringt, so stellt sich mit den Rhaphiden das schmerzhafte Brennen ein.

In den fleischigen, dicht aufeinanderliegenden Zwiebelschuppen sind also die Rhaphiden auf die, den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzte, Außenseite des Blattquerschnittes beschränkt. In den oberen, frei in die Luft hervorragenden, also gleichmäßig von beiden Seiten exponierten, bandförmigen Enden der Blätter finden wir dagegen die Rhaphiden ungefähr gleichmäßig auf beide Blattflächen verteilt. Ob für die Meerzwiebel, außer den Kalkoxalatnadeln, die in den Schuppen entdeckten Gifte als Schutzmittel gegen Schnecken in Betracht kommen, will ich dahingestellt lassen, Sicher aber ist, daß die stattliche Zwiebel in ihrer, während der trockenen Jahreszeit, an saftigen Pflanzen armen Heimat in den gewaltigen Nadelbündeln einen ergiebigen Schutz findet.

Außer Scilla maritima habe ich nur wenig andere Liliaceen zu Versuchen verwendet. Der Spargel, welcher Rhaphiden in ziemlich beträchtlichen Mengen führt, wird von Kaninchen nicht oder nur in der Not berührt; auch die Schnecken verhalten sich ablehnend selbst gegen die zarten Spitzen dieser Pflanze.

Aus der Familie der Amaryllideen, deren Vertreter reihenweise angeordnete Rhaphidenzellen führen, habe ich bei meinen Versuchen hauptsächlich einige Narcissusarten berücksichtigt: Narcissus poeticus und N. pseudo-narcissus. Helix pomatia und H. hortensis verschmähen die vegetativen Teile dieser Pflanzen vollständig und zernagen nur wenig die Blüten, und zwar fast ausschließlich die rhaphidenfreie Nebenkrone. Im Freien

fand ich diese Pflanzen, wie auch die Galanthus und Leucoïumarten niemals von Schnecken zerfressen.

Die Pflanzen aus der Familie der Orchideen führen mit wenigen Ausnahmen[1]) Rhaphiden sowohl in den oberirdischen als in den unterirdischen Teilen. Wie anderwärts entstehen auch hier nach den Angaben von FRANK[2]), HILGERS[3]), MEYER[4]) und SCHIMPER[5]) die Nadeln sehr frühzeitig. Nach ARTHUR MEYER finden sie sich schon in den kaum 7 mm langen, jungen Knollen von Orchis purpurea. Bei dieser Pflanze, und nach eigenen Untersuchungen bei verschiedenen anderen Arten, tritt eine bemerkenswerte Differenzierung der rhaphiden-führenden Schleimzellen ein. In der Peripherie der Knolle liegen Schleimzellen, welche relativ große Bündel nadelförmiger Oxalatkrystalle enthalten; nach der Knollenmitte zu sind dagegen die Schleimzellen sehr groß und führen sehr kleine Rhaphidenbündel, die nach MEYER selbst vollständig fehlen können. In den Knollen von Gymnadenia conopsea, die ich allein untersucht habe, fand ich jedoch die großen Schleimzellen immer mit sehr kleinen Rhaphidenbündeln versehen.

Der Schleim der Schleimzellen wird, wie bekannt, beim Austreiben der Knospe der Knolle ebenso gelöst wie das Stärkemehl der Parenchymzellen. Es haben also hier und vielleicht auch anderwärts die uns beschäftigenden Zellen die doppelte Funktion, die schützenden Nadeln und den Schleim zu führen. Der Schleim wirkt erstens als Expulsor der Rhaphiden, zweitens kann er, wie wir von früherher wissen, für sich schon als Schutzmittel wirksam sein, und drittens hat er die Rolle eines Reservestoffs. In den äußeren, den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzten Teilen treten die Rhaphiden in den Vordergrund, während in den inneren Teilen, in dem massenhaft entwickelten Schleim und den kümmerlichen

1) MÖBIUS, M., Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. Heidelberg, 1887, S. 22.

2) Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. PRINGSHEIM's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. V.

3) Über das Auftreten der Krystalle von oxalsaurem Kalk im Parenchym einiger Monocotylen. Ebendaselbst Bd. VI.

4) Über die Knollen der einheimischen Orchideen. Archiv der Pharmacie, Bd. 24, 1886, S. 51.

5) Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung, 1888.

Rhaphiden wohl mehr die Speicherfunktion der Zellen in Betracht kommt. An rohen Knollen tritt denn auch der kratzende Geschmack viel stärker in den peripherischen Teilen als in den zentralen hervor. In den getrockneten Salepknollen ist dieser Geschmack, wenn auch bedeutend gemildert, doch immer noch wahrzunehmen, desgleichen auch in dem aus den Salepknollen erhaltenen Schleim.

Von größeren weidenden Tieren bleiben, soweit ich habe in Erfahrung bringen können, die Orchideen verschmäht. Ein Kaninchen zerbiß ihm dargebotene blühende Pflanzen von Listera ovata, Orchis latifolia und Cypripedium calceolus nur wenig und ließ sie vollständig liegen, sobald ihm andere Nahrung zur Verfügung stand.

Weinbergschnecken und Gartenschnecken fressen selbst in ausgehungertem Zustande nur kleine Löcher in die Stengel und Blätter von Orchis purpurea und O. latifolia; von halbierten Knollen verzehrte Limax agrestis fast ausschließlich die inneren Teile, in welchen die Raphiden spärlicher und kleiner sind.

In einem anderen Versuche sah ich Weinbergschnecken von einem blühenden Cypripediumexemplar fast ausschließlich das rhaphidenfreie Labellum vertilgen, während die übrigen nadelreichen Teile verschont blieben. Einen absoluten Schutz gewähren also die Krystallnadeln den Orchideen nicht. In den Gewächshäusern werden nicht selten junge Triebe, Blütenstandaxen und Blüten von Schnecken beschädigt. Die zerstörten Quantitäten sind aber auch hier immerhin gering. In den an Orchideen und Schnecken so reichen Wäldern der Muschelkalkberge der Umgegend Jenas habe ich die Orchideen immer nur wenig beschädigt gefunden; selbst die den Winter über grünen Blätter von Goodyera repens und Ophrys muscifera findet man im Frühjahre häufig noch unverletzt oder doch nur schwach beschädigt.

Die Frage, ob die Orchideen außer den Raphiden noch andere Schutzmittel besitzen, um gewisse Tiere fernzuhalten, vermag ich einstweilen nicht zu beantworten. Möglich ist es, daß der vielen Arten zukommende eigentümliche Geruch in dieser Hinsicht von Bedeutung ist.

Onagraceen. Die Blätter, Stengel und Wurzeln von Oenothera biennis strotzen von Rhaphiden und zeigen beim Zerkauen den charakteristischen kratzenden Geschmack. Im Freien weidende Schafe bissen die ihnen dargebotenen Rosetten an, ohne sie zu ver-

zehren; ähnlich verhielten sich Kaninchen, während Kühe bei Stallfütterung die Blätter und Wurzeln auffraßen. Im Freien scheint dagegen diese Pflanze, wie auch verschiedene andere Onagraceen (Epilobium angustifolium und andere große Epilobien, in den Alpen E. trigonum, alpinum, ferner Circaea lutetiana), welche alle Rhaphiden führen, von den Rindern und andern Wiederkäuern, sowie von den Nagern verschont zu bleiben.

Von verschiedenen Schnecken (Helix pomatia, H. hortensis, Limax agrestis) werden die Blätter und Wurzeln von Oenothera, wie auch die Blätter von Epilobium hirsutum, Fuchsia globosa verschmäht. Da aber alle diese Pflanzen außer den Rhaphiden nicht unbeträchtliche Mengen von Gerbstoff enthalten und Epilobium und Circaea außerdem noch saure Flüssigkeit durch ihre Haare ausscheiden, so kann aus den nicht weiter variierten Versuchen nicht ohne weiteres geschlossen werden, daß diese Pflanzen bloß oder hauptsächlich ihres Rhaphidengehaltes halber unberührt bleiben, da gegen die Schnecken der Gerbstoffgehalt allein schon starken Schutz gewähren würde.

Trotz ihres großen Rhaphidengehaltes werden die Wurzeln von Oenothera biennis in manchen Gegenden in gekochtem Zustande als Salat genossen, der aber ein unangenehm kratzendes Gefühl auf Zunge und Gaumen zurückläßt.

Ampelideen. Vitis vinifera besitzt Rhaphiden in den jungen Trieben, Ranken, Blütenständen und Blättern; auch in den Wurzeln sind sie namentlich in den Markstrahlen der Rinde und des Holzkörpers junger wie älterer Wurzeln massenhaft vorhanden, während sie in der sekundären Rinde älterer Stämme gegenüber anderen Kalkoxalatkrystallen sehr zurücktreten und in dem Holz nur spärlich vorhanden sind. Sämtliche nadelhaltigen Teile der Weinreben zeigen den brennenden Geschmack, der namentlich auch an jungen unreifen Weinbeeren sich neben dem sauern Geschmack bemerkbar macht. Bei diesen findet man auf medianen Schnitten die Rhaphiden in großer Menge in der Peripherie der Beere, bis dicht an die Haut heran, während sie nach der Mitte der Frucht hin sehr zurücktreten. Nach eingetretener Reife führt das saftige Fleisch nur noch einzelne zerstreute, aus ihrem Verband gelöste Nadeln, welche sich beim Genuß der Beeren kaum mehr bemerkbar machen. Zusammenhängende Bündel traf ich in den vollkommen reifen Beeren nur noch in deren Peripherie in der Nähe der Haut und zwar in viel größeren Abständen als in der jungen

noch nicht ausgewachsenen Frucht, was sich leicht aus der bedeutenden Größenzunahme der Beeren erklärt. Diese Rhaphiden machen sich bemerkbar, wenn man beim Genießen der Weinbeeren deren Haut mit Zunge und Zähnen ausquetscht. Erst nimmt man den schleimigen Geschmack wahr, und bald darauf stellt sich das charakteristische Brennen auf Zunge und Gaumen ein, welches sich ja überhaupt nach reichlichem Genuß von Weinbeeren — namentlich bei gewissen Sorten — einzustellen pflegt.

In den Beeren von Vitis labrusca sind die Nadelbündel in viel größeren Mengen vorhanden als bei unserer Weinrebe; daher auch der schleimige, stark kratzende Geschmack dieser Beeren.

Beim wilden Wein (Ampelopsis hederacea) endlich sind die Rhaphiden in solchen Mengen vorhanden, daß die Beeren, selbst wenn sie sonst von angenehmem Geschmack wären, für den Menschen ganz ungenießbar werden würden.

Wirkungsweise des Rhapidenapparates.

Die an beiden Enden äußerst fein zugespitzten Krystallnadeln sind durch ihre Gestalt in hohem Grade geeignet, sich in die zarten Gewebe der Mundteile von Tieren einzubohren. Das Eindringen der Nadeln wird unterstützt durch den Schleim der in wechselnden Mengen in Gesellschaft der Rhaphidenbündel auftritt, aber niemals fehlt. Die konstante Vereinigung von Nadeln und Schleim ist nicht etwa, wie es hie und da angenommen worden ist, auf noch unbekannte genetische Beziehungen der beiderlei Substanzen zurückzuführen, denn Schleim kommt häufig ohne Kalkoxalat und Kalkoxalat häufig ohne Schleim vor, sondern einzig und allein zu begreifen, wenn man die biologische Bedeutung des Apparates ins Auge faßt.

Der Schleim, in welchem die Rhaphidenbündel eingeschlossen liegen, schwillt bei Wasseraufnahme bedeutend an. Ein günstiges Objekt für die Entscheidung der Frage, ob die Membran rhaphidenführender Zellen schon durch das Eindringen von Wasser allein durch den aufquellenden Schleim zum Platzen gebracht werden kann oder ob eine direkte mechanische Verletzung der Membran dazu notwendig ist, haben wir in der einheimischen Calla palustris. Im Blattstiel dieser Pflanze sitzen die Rhaphidenzellen entweder auf den Längswänden der Luftkammern oder auf den Querdiaphragmen, welche die der Länge des Blattstiels nach

verlaufenden Luftkammern von einander trennen. Selten sind die Rhaphidenzellen mit ihrer Längsaxe der Wand, welcher sie eingefügt sind, parallel gerichtet; meist stehen sie schief davon ab. Werden die vorher von Luft umgebenen Zellen von Wasser umspült, so quillt der Schleim, welcher das Rhaphidenbündel umgiebt, beträchtlich auf, ohne aber das Platzen der Zellhaut herbeizuführen. Selbst bei Zusatz von Kalilauge trat dies nicht ein.

Auch bei Pontederien, welche in den Diaphragmen der Blattstiele zahlreiche Rhaphidenzellen führen, sah ich ein Platzen der Membran immer nur infolge von mechanischen Eingriffen eintreten.

Angaben entgegengesetzten Inhalts macht van Tieghem [1]) für Colocasia antiquorum und Philodendron tripartitum. Die Rhaphidenzellen der ersteren Pflanze zeigen nach ihm an ihren Extremitäten eine knopfförmige Membranverdickung, die der zweiten eine verdünnte Membranstelle. Bei beiden soll durch Zutritt von Wasser die Membran zum Platzen gebracht werden. Ich habe diese Angaben geprüft, sie aber für beide Pflanzen nicht bestätigen können. Etwas dicke Schnitte durch die Blattstiele wurden unter der Luftpumpe mit Wasser injiziert. Auch hier trat, wie bei Calla, keine Sprengung der Membran ein; dieselbe unterblieb auch bei Zusatz verdünnter Kalilauge. Dringt also Wasser in die Hohlräume eines Stengels oder Blattstiels unserer Pflanze ein, so bleiben die Rhaphidenzellen zunächst intakt, und es wird das Eindringen kleiner Tiere, z. B. Wasserschnecken durch die zahlreichen, noch immer geladenen, bei der geringsten Verletzung ihren stechenden Inhalt ergießenden Rhaphidenzellen beträchtlich erschwert und verlangsamt. Anders liegen die Sachen bei Pflanzen, deren Rhaphidenzellen allseitig in festem Gewebeverband eingeschlossen sind. Wird ein Blatt einer Orchis quer durchschnitten und die Schnittfläche eines Blattes unter Wasser beobachtet, so sieht man, wie seit Turpin bekannt, die kompakten Rhaphidenbündel noch völlig geschlossen langsam über den Blattquerschnitt hervortreten, bald aber die Nadeln garbenartig auseinander treten und sich voneinander trennen. In anderen Fällen treten die Nadeln allmählich nach einander aus der Wundfläche hervor. In den Fällen, wo die Rhaphidenzellen isoliert zwischen den anderen Zellen liegen, kann allerdings nicht entschieden werden, ob die Verletzung

---

1) Recherches sur la structure des Aroïdées. Annales des sc. Nat. 5 série, T. VI, p. 77.

schon durch das Rasiermesser herbeigeführt worden ist oder ob der Wasserzutritt allein schon genügt hat, die Zellhaut zu sprengen. Bei Pflanzen, deren Schläuche, wie bei den Amaryllideen, zu Längsreihen gruppiert sind, treten in Wasser nach und nach bedeutende Quantitäten von Nadeln aus den Schnittflächen hervor, da die Querwände, welche die einzelnen Hohlräume voneinander trennen, hier schon durch den aufquellenden Schleim gesprengt oder vielleicht, wie Errera (l. c. S. 23) vermutet, durch die Krystallnadeln selbst durchbohrt werden.

Das Kratzen auf Lippen, Zunge und Gaumen macht sich beim Kauen aller Pflanzenteile, welche Rhaphiden führen, bemerkbar, nur in sehr verschieden hohem Grade. Die Intensität der Wirkung, welche bei Arum bis zum heftigen Schmerz sich steigern kann, wird von verschiedenen Faktoren abhängen: Gestalt, Größe und Menge der Nadeln, größere oder geringere Leichtigkeit, mit welcher sie aus ihren Behältern hervortreten und sich dissoziieren. Nicht unmöglich ist es ferner, daß ihre Wirkung durch andere Substanzen unterstützt wird (vgl. Errera l. c.).

Der Mensch ist für die Wirkung der Rhaphiden nicht besonders empfindlich, gehören ja gerade manche rhaphidenführende Pflanzenteile zu den feinsten Leckerbissen, wie Weintrauben, Ananas, Spargel, Wurzeln von Oenothera, obwohl bei letzterer Pflanze, wie auch bei gewissen Traubensorten die Nadeln durch das kratzende Gefühl, welches sie hervorrufen, lästig werden.

Viel empfindlicher in dieser Beziehung sind Nager und Wiederkäuer. Der Umstand, daß keine einzige nadelführende Pflanze zu den guten Futterkräutern gezählt wird und die im Freien wiederholt beobachtete Thatsache, daß sowohl Dicotylen als Monocotylen, welche diese Schutzwaffen führen, von den weidenden Rindern verschont bleiben oder doch nur wenig von denselben zu leiden haben, machen es äußerst wahrscheinlich, daß diese Tiere durch die Nadeln in sehr unangenehmer Weise affiziert werden. Ich habe schon weiter oben einiges über das Verhalten von Kaninchen gegenüber Rhaphidenpflanzen mitgeteilt. Sowohl Monocotylen (Ornithogalum nutans, Convallariaarten, Asparagus, Orchideen, Tradescantia zebrina) als Dicotylen (Impatiens parviflora, Oenothera biennis, Galiumarten) werden nur sehr ungern, wenn die Tiere durch die Not getrieben sind, angefressen. Selbst gekochte Spargel- und Oenotherenblätter wurden von wilden Kaninchen verschmäht.

Genuss größerer Quantitäten von rhaphidenführenden Pflanzen

scheint auf diese Tiere tötlich zu wirken. Ein junges wildes Kaninchen, welches in Ermangelung einer besseren Nahrung eine größere Menge der rhaphidenreichen Typha latifolia verzehrt hatte, wurde nach einigen Tagen tot in seinem Behälter aufgefunden. Die von meinem verehrten Kollegen Wilhelm MÜLLER, Professor der pathologischen Anatomie an der Universität Jena, gefälligst vorgenommene Sektion der Leiche ergab starken Dünndarmkatarrh. In den katarrhalisch affizierten Stellen des Dünndarms fand ich keine Rhaphiden, wohl aber deren große Mengen neben den anderen zerkleinerten Geweben der Typha, in den Kotkügelchen im Dickdarm. Hier liegt die Annahme nahe, daß der Katarrh, an dem das Tier zu Grunde gegangen war — andere Krankheitssymptome waren nicht aufgefunden worden — der Reizung der Darmwand durch die Rhaphiden seine Entstehung verdankt habe.

Eine genauere Prüfung verdienen auch die Angaben der Landwirte, welche bei Haustieren, infolge des Genusses von Narcissus poëticus und N. pseudonarcissus, Magen- und Darmentzündungen beobachtet haben [1]). Höchst wahrscheinlich sind hier die Entzündungen auf die in den genannten Pflanzen sehr häufigen Rhaphiden zurückzuführen, wenn sie nicht etwa auf dem Vorhandensein eines Alcaloids beruhen, welches nach ERRERA (l. c. S. 23) bei Narcissus vorkommt und nach ihm besonders in den Rhaphidenzellen abgelagert ist.

Wenig empfindlich oder vielleicht ganz unempfindlich gegen Rhaphiden sind viele beerenfressende Vögel — Amseln, Drosseln, Hühnerarten —, welche namentlich im Winter ganz beträchtliche Mengen nadelführender Beeren verzehren. So werden die Beeren von Phytolacca decandra, Ampelopsis quinquefolia, Convallaria majalis, Asparagus officinalis, Tamus communis u. s. f. in beträchtlichen Quantitäten und ohne Schaden von den beerenfressenden Vögeln genossen.

Das Verhalten omnivorer Schnecken ist schon eingehend erörtert worden. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass diese Tiere nicht alle Rhaphidenpflanzen gleichmäßig verschonen. Von exotischen Gewächsen waren es vornehmlich Tradescantiaarten (T. virginica, T. zebrina), welche in größeren Mengen ohne Nachteil von verschiedenen Arten verzehrt wurden; von einheimischen Gewächsen waren es namentlich Typha latifolia

---

1) Dammann: Die Gesundheitspflege der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. Berlin 1886.

und Galium aparine, welche ziemlich stark beschädigt wurden, vorausgesetzt, daß den Tieren keine bessere Nahrung zur Verfügung stand. Auch auf unseren Mundteilen rufen diese Pflanzen nur ein schwaches Kratzen hervor.

Versuche mit Heuschrecken.

Von omnivoren Insekten fanden bloß einige Heuschrecken (nicht näher bestimmte Stenobothrusarten) Berücksichtigung. Bei den im September ausgeführten Versuchen wurden den Tieren folgende Pflanzenteile vorgelegt: Zweige von Asparagus officinalis, junge Blätter von Oenothera biennis, Fuchsia globosa, Vitis vinifera, Impatiens balsamina und Tradescantia virginica. Hier konnte direkt beobachtet werden, wie die hungrigen Tiere die Oenotheren- und Balsaminenblätter anbissen, um aber bald davon abzulassen. Auch nach mehreren Tagen waren mit Ausnahme von Tradescantia, welche, wie wir gesehen haben, auch von omnivoren Schnecken benagt wird, alle Blätter und Zweige noch fast intakt, während die Tiere gleichzeitig dargebotene Gräser begierig verzehrten. Manche der angewendeten Versuchspflanzen, wie Fuchsia, Vitis, führen ziemlich viel Gerbstoff in ihren Blättern, so daß aus dem angeführten Versuch nicht direkt geschlossen werden kann, daß die Blätter dank ihrem Rhaphidengehalt verschont bleiben. Ich war damals leider nicht in der Lage, die Versuche gehörig zu variieren, so dass ich die Resultate nicht als völlig beweiskräftig bezeichnen darf. Immerhin führen aber Pflanzen wie Impatiens und Asparagus kaum andere Substanzen als Rhaphiden, die als Schutzmittel in Betracht kommen könnten, so daß höchst wahrscheinlich diese Pflanzen von den Heuschrecken der Rhaphiden halber gemieden werden.

Verhalten einiger Spezialisten.

Zahlreiche Tiere aus verschiedenen Gruppen werden, wie die vorstehenden Untersuchungen gezeigt haben, durch Rhaphiden von dem Genuß der damit versehenen Pflanzenteile abgehalten und es gehört jedenfalls der interessante Rhaphidenapparat zu den wirksamsten Schutzeinrichtungen. Wie bei allen anderen Schutzeinrichtungen ist aber auch hier der Schutz nur relativ. Erstens werden nicht alle omnivoren Tiere gleich stark ferngehalten und zweitens giebt es eine ganze Reihe von Tieren, welche sich nicht

nur mit Vorliebe von Rhaphidenpflanzen ernähren, sondern für welche die Rhaphiden geradezu ein notwendiges Ingredienz der Nahrung zu sein scheinen.

Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung die Schmetterlingsgattung *Sphinx*, Untergattung *Deilephila*. Auf der folgenden Tabelle sind die Pflanzen, auf welchen die Raupen einiger dieser Spezialisten aufgefunden werden, zusammengestellt.

	Galiumarten	Epilobium	Weinstock	Waldbalsamine
Sphinx elpenor	"	"	"	"
" *celerio*			"	
" *porcellus*	"		"	"
" *galii*	"	"	"	
" *lineata*	"		"	
" *vespertilio*		"		

Der mittlere Weinschwärmer (*Sphinx elpenor*) frißt im Raupenzustand an *Galiumarten*, an *Epilobium* und anderen *Onagraceen*, an *Vitis vinifera* und wird außerdem noch an der Waldbalsamine (*Impatiens noli tangere*) angetroffen. Die Futterpflanzen gehören zu vier im System weit auseinander stehenden Familien, sind aber alle durch Rhaphidengehalt ausgezeichnet und zugleich die einzigen einheimischen Dicotyledonen, welche Rhaphiden besitzen. Es wird allerdings für *Sphinx elpenor*, wie auch für *Sph. porcellus*, außerdem eine nicht rhaphidenführende Nährpflanze (*Lythrum salicaria*) angegeben, ob mit Recht kann ich nicht entscheiden. Immerhin ist aber die von dem Tier getroffene Auswahl der Futterpflanzen in hohem Grade bemerkenswert, und liegt hier die Annahme nahe, daß diese Auswahl mit dem Vorkommen der Rhaphiden in Zusammenhang stehe. Die übrigen fünf erwähnten *Deilephila*arten verteilen sich, wie die Tabelle zeigt, auf die verschiedenen Pflanzen, welche *Sphinx elpenor* alle zusammen als Nahrung annimmt. In der Gattung *Macroglossa* kommt die Raupe einer Art (M. *stellatarum*) auf *Galium*arten vor; die einer anderen (M. *bombyliformis*) ebenfalls auf *Galium*, außerdem aber nach einer gütigen Mitteilung des Herrn Staudinger in Dresden auch auf der rhaphidenfreien *Lonicera tatarica*. Ich beschränke mich auf die Anführung dieser paar Beispiele, die in analoger Form jedenfalls bei zahlreichen anderen Spezialisten wiederkehren.

Herkunft der Rhaphiden.

Das Vorkommen der Rhaphiden bei einander sehr fernstehenden Familien, — Ampelideen, Onagraceen, Rubiaceen und zahlreichen Monocotylenfamilien — das Fehlen derselben bei manchen Gattungen, das Vorhandensein bei anderen Gattungen derselben Familie — Acorus und Arum, Allium und andere Liliaceen — sprechen dafür, daß diese merkwürdige Einrichtung im Pflanzenreich mehrfach und von einander unabhängig in verschiedenen Gruppen zur Ausbildung durch Zuchtwahl gelangt ist, und hier liegt die Annahme sehr nahe, sie aus nadelförmigen Einzelkrystallen, wie sie bei zahlreichen Pflanzen vorkommen, entstanden zu denken. Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als die Rhaphidenzellen nach Blenk[1]) in manchen Fällen teilweise ersetzt sind durch Zellen mit sehr langgestreckten prismatischen Einzelkrystallen. Blenk giebt als Beispiel manche Saurajeen, die Roxburghiaceen an. Nach Möbius (l. c. S. 22) ist dies auch bei vielen Orchideen der Fall.

7. Zugespitzte Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk.

Im Anschluß an die Besprechung der Bedeutung der Rhaphiden muß hier die Frage erörtert werden, ob nicht auch viele zugespitzte Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk in derselben Weise wie die Rhaphiden, den damit versehenen Pflanzen zum Schutze gereichen. Nahe liegt die Annahme für die bis zu einem halben mm langen, an beiden Enden zugespitzten Prismen, welche in den Vegetationsorganen von Irisarten in großer Anzahl vorkommen. Von einer Schleimeinbettung dieser Krystalle, welche von Flückiger[2]) angegeben wird, habe ich allerdings nichts wahrnehmen können An Bruchstücken durch die Knollen und namentlich durch die Blätter, ragen die Enden der spitzen Säulen in gefahrdrohender Weise hervor, ohne daß aber Wasserzufuhr weiteres Heraustreten bedingte. Die vorher vermutete Bedeutung dieser spitzen Krystalle wurde durch eine Reihe von Versuchen bestätigt.

Versuche.

Frische Querscheiben des Rhizoms von Iris germanica werden von Schnecken (Arion empiricorum, A. hortensis, Limax agrestis, Helix hortensis) nur schwach benagt und

1) Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora 1884.
2) Pharmacognosie des Pflanzenreichs. 2. Auflage, p. 314.

zwar fast ausschließlich die Mitte der Scheiben, welche weniger reich ist an den spitzen Krystallen, als die Peripherie. Von ausgelaugten Stücken werden, nach Durchtränkung mit Zuckerwasser, die centralen Teile gefressen, die peripherischen verschont. Werden aber durch Behandlung mit Salzsäure die Krystalle entfernt, so hört die Bevorzugung der Rhizommitte gegenüber der Peripherie auf: die Scheiben werden, mit Ausnahme des Periderms, gleichmäßig aufgefressen.

Nicht unerwähnt können hier die bekannten, scharf zugeschärften Krystalle der Pontederien bleiben, welche die Diaphragmenzellen, in denen sie liegen, zu durchbrechen scheinen und das Zerstörungswerk in die schwammige Pflanze eingedrungener Tiere jedenfalls bedeutend verlangsamen müssen. Zu Versuchen sind diese Pflanzen nicht geeignet, weil sie außer den besagten Nadeln noch gewöhnliche Rhaphiden und gerbstoffreiche Idioblasten führen, eine Häufung von Schutzmitteln, wie sie bei schwammigen Sumpf- und Wasserpflanzen nicht selten ist.

VIII. Zusammenfassende Bemerkungen.

Es wäre ein gewagter Schritt, auf Grund des hier mitgeteilten Versuchsmaterials schon eine zusammenfassende Behandlung der Schutzmittelfrage geben zu wollen; dazu ist die Fragestellung, allerdings mit Absicht, viel zu einseitig ausgefallen, und selbst der kleine, als Ausgangspunkt für weitere Forschungen gewählte Abschnitt — Schnecken und Pflanzen — ist kaum in seinen allgemeinen Zügen erkannt worden. Eine kurze Zusammenstellung einiger Gesichtspunkte, die mir bei den mitgeteilten Untersuchungen allmählich erwachsen sind, soll jedoch als durchaus anspruchsloser Versuch hier schon ihren Platz finden. Ich bemerke hier ausdrücklich, daß manche der hier mitzuteilenden Ansichten schon anderweitig ausgesprochen worden sind (Kerner, Kuntze, Errera u. s. w.); statt einzelne Citate anzuführen, verweise ich ein für allemal auf die schon am Anfange dieser Abhandlung genannten Schriften.

1. Häufung von Schutzmitteln.

Bei Mitteilung der Versuche ist schon mehrfach auf die Schwierigkeit ihrer Deutung hingewiesen worden. Wenn in einem Pflanzenteil nebeneinander verschiedenerlei Exkrete, beziehungsweise Strukturverhältnisse sich finden, auf deren Vorhandensein das Verschontbleiben beruhen kann, so gelingt es nur durch umsichtige Variierung der Versuche, und dann oft nicht zweifellos, den Ausschlag gebenden Faktor aufzufinden; oft auch wirken mehrere Faktoren zusammen der Freßlust der Tiere entgegen. Daß z. B. Gerbsäuren, Sauerkleesalz, gewisse ätherische Öle, Bitterstoffe, Rhaphiden, Borstenhaare als Schutzmittel gegen Schneckenfraß in Anspruch genommen werden dürfen, geht wohl aus dem mitgeteilten Material mit Sicherheit hervor. Trotzdem sehen wir in gar nicht seltenen Fällen eine und dieselbe Pflanze mit mehreren dieser Schutzmittel versehen; außerdem können noch andere

Schutzwaffen, wie Dornen, Stacheln, welche bloß als Waffen gegen größere Tiere in Betracht kommen können, hinzukommen. Bedenkt man ferner, daß ein und dasselbe Schutzmittel gegen verschiedenerlei omnivore Tiere wirksam sein kann, so leuchtet wohl ohne weiteres ein, daß einem tieferen Eindringen in das Verständnis der Schutzeinrichtungen auch nur einer Pflanzenart oft große Schwierigkeiten entgegenstehen. Es sind der Natur der Sache nach die Deutungen hier viel schwieriger als auf dem übrigens auch schon sorgfältig durchforschten Gebiet der Blütenbiologie, wo die Beziehungen zwischen gewissen Blüten und bestimmten Insektengruppen — z. B. langröhrige, wohlriechende, hellfarbige Nachtblüten und Arten der Schmetterlingsgattung Sphinx — ohne weiteres deutlich hervortreten. Nur in wenig Fällen werden wir auf unserem Gebiet so nahe Beziehungen zwischen einer bestimmten Tiergruppe und einer bestimmten Kategorie von Schutzmitteln erkennen können; viel häufiger wird ein und dasselbe Schutzmittel gegen sehr heterogene Tierformen wirksam sein. Ich erinnere hier an die Rhaphiden, an den Gerbstoff, an die Bitterstoffe, ätherischen Öle u. s. w., welche sowohl Schnecken als Wiederkäuer und Nager und noch vielerlei anderes Getier von den damit versehenen Pflanzen abhalten. Als Beispiele für den entgegengesetzten Fall, wo die Schutzwaffen nur gegen eine begrenzte Tiergruppe besonders wirksam sind, können von mechanischen Verteidigungsmitteln angeführt werden die Feilhaare — vielleicht Züchtungsprodukte der omnivoren Schnecken — und die starken Dornen der Akazien (vergl. weiter oben S. 565), welche Schutzwaffen ohne Zweifel durch große, pflanzenfressende Tiere gezüchtet worden sind. Auch unter den chemischen Schutzmitteln wird es, neben den Substanzen, welche zahlreiche omnivore Tiere abzuhalten vermögen, nicht an Beispielen fehlen, wo eine bestimmte Sorte von Schutzmitteln ganz besonders auf eine bestimmte Gruppe von Feinden paßt, d. h. Eigenschaften besitzt, welche diesen Feinden besonders unangenehm oder gefährlich sind und welche man infolgedessen mit großer Wahrscheinlichkeit als Züchtungsprodukte dieser Tiergruppe ansehen kann. Besondere Aufmerksamkeit verdienen in dieser Hinsicht die Umbelliferen. Während nämlich die von den Vögeln mit Vorliebe aufgesuchten Früchte der meisten einheimischen Compositen (Carduaceen, Cichoraceen) bis zu ihrer völligen Reife den Augen der Vögel entzogen sind und die Hüllblätter der Fruchtköpfchen sich erst von den flugfertigen Früchten zurückschlagen, sind bei der Mehrzahl der Doldenge-

wächse die auffälligen Früchte den Vögeln wie auf dem Präsentierteller dargeboten, da die Stiele der Dolden und Döldchen ebensoviele bequeme Anflugsorte darstellen.

Das Umbelliferenquartier des hiesigen botanischen Gartens liegt dicht unter meinem Arbeitszimmer, so daß ich fortwährend Gelegenheit habe, den Vogelbesuch zu kontrolieren. Von der Blüte bis zur Fruchtreife sind die großen Formen (Heracleum, Pastinaca u. s. w.) fleißig von Vögeln besucht, aber nicht von Körnerfressern, sondern von Insektivoren, wie Meisen, Grasmücken, Fliegenschnäpper, welche zur Blütezeit den die Bestäubung vermittelnden Insekten nachstellen und später die Blattläuse und andere Insekten, die an den Doldengewächsen leben, ablesen. An die Früchte machen sich die Vögel, wie auch Otto Kunze bemerkt, nicht heran, und ohne Zweifel sind daran die in den Ölstriemen vorhandenen chemischen Substanzen (meist ätherische Öle) Schuld. Auch in der Gefangenschaft ließen bei meinen Versuchen Sperlinge die Früchte verschiedener Umbelliferen unangetastet. Die darin enthaltenen Stoffe sind diesen Tieren nicht nur widerwärtig, sondern wirken auch in geringen Quantitäten tötlich auf ihren Organismus.

Ein Sperling, welchem zehn ganze Früchte von Archangelica officinalis aufgezwungen worden waren, war nach der Prozedur munter und fraß mit Appetit zahlreiche Weizenkörner; am anderen Morgen war er tot. Ein junger Sperling ertrug ohne Nachteil zwei eben reife Früchte von Carum carvi, starb aber über Nacht nach der Einnahme von fünf Früchten dieser Pflanzen. Fünfzehn Früchte von Foeniculum officinale reichten hin, um einen anderen, ausgewachsenen Sperling zu töten.

Die Wirkung der in diesen Früchten enthaltenen Gifte ist also außerordentlich energisch, und es wäre von Interesse festzustellen, ob andere gleich große Tiere, z. B. kleine Säugetiere, in demselben Grade empfindlich sind wie die Vögel. Trifft dies nicht zu, so liegt, wie schon hervorgehoben, die Annahme sehr nahe, die Ausbildung der Gifte der, von den Vögeln besonders bedrohten, Umbelliferenfrüchte ganz speziell der auslesenden Thätigkeit der Vögel zuzuschreiben.

Die Pflanzen, bei welchen nur ein Schutzmittel vorkommt, oder vorsichtiger ausgedrückt, wo nur ein Schutzmittel besonders in den Vordergrund tritt, sind bei weitem nicht so zahlreich als diejenigen, bei welchen Häufung oft der verschiedenartigsten Schutz-

mittel angetroffen wird. Wenn hier ein kurzer Überblick über die hier angedeuteten Punkte gegeben wird, so braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß derselbe nur als ein durchaus provisorischer gelten kann. Ohne Zweifel wird es gelingen, bei den angeführten Pflanzen die Zahl der Schutzmittel zu erhöhen, und es gelänge jetzt schon leicht, auf Grund der vorliegenden Daten, viel kompliziertere Fälle als die hier bloß zur Exemplifizierung mitgeteilten anzuführen.

Von Pflanzen, welche einfache Verhältnisse aufweisen, nennen wir hier Arum maculatum, Acorus calamus, Saxifraga crassifolia (viel Gerbstoff), Menyanthes trifoliata (Bitterstoff), Alliumarten, ferner die meisten Lebermoose. Bloß mechanisch geschützt sind die Equiseten, die Mehrzahl der Gräser und Cyperaceen. Den Gräsern gewährt die Verkieselung der Membranen der Epidermiszellen einen genügenden Schutz gegen die Angriffe der Schnecken, nicht aber gegen die der Nager und Wiederkäuer. Bloß einige wenige, sehr harte Gräser, wie z. B. Nardus stricta und Molinia coerulea werden von denselben meist verschont. Zu der Verkieselung der Zellhäute treten nun bei manchen Formen andere Schutzmittel hinzu. Doppelten Schutz treffen wir schon in Europa bei manchen Festucaarten, deren spitze Blätter den Tieren die Angriffe erschweren. Bei einer relativ geringen Gräserzahl finden sich chemische Schutzmittel: bei Anthoxantum odoratum das Cumarin, bei Corynephorus canescens, welches von keinem Tier berührt wird (Kuntze, S. 49), ein Bitterstoff. Giftig sind nach Kuntze ferner einige ausländische Gräser.

Mit zweierlei Schutzmitteln ausgestattet finden wir ferner folgende Pflanzen: Lemna polyrhiza, minor und trisulca: Rhaphiden und Gerbstoff in besonderen Zellen. Wolffia arhiza besitzt bloß eines dieser Schutzmittel, nämlich Gerbstoff.

Salvinia natans (vergl. weiter oben S. 593 u. 612) führt außer den zugespitzten Haaren Gerbstoff im Innern der Vegetationsorgane und in den vergänglichen mehrzelligen Haaren.

Bei Peperomiaarten finden wir ätherisches Öl und Rhaphiden.

Rumex acetosa und Verwandte enthalten Sauerkleesalz und Gerbstoff.

Viele Cruciferen besitzen Feilborsten als Schutzmittel

gegen Schnecken, die scharfen Stoffe gegen höhere Tiere; desgleichen verteidigen sich

Chaerophyllum temulum und Papaver rhoeas durch ihren Borstenüberzug gegen die Angriffe der Schnecken, durch Gifte gegen höhere Tiere.

Carduus benedictus hat dornige Blätter und Drüsenhaare mit Bitterstoff.

Oenothera biennis: Rhaphiden und Gerbstoff in erheblichen Quantitäten.

Urtica dioïca: Brennhaare gegen höhere Tiere, Feilborsten gegen Schnecken.

Bei Oxalis acetosella lassen sich leicht dreierlei Schutzmittel nachweisen: Sauerkleesalz, Gerbstoff und Feilborsten. Circaea lutetiana führt Haare mit sauer schmeckendem Exkret (vgl. S. 597), Rhaphiden und Gerbstoff. Bei den offizinellen Smilaxarten kommen in Betracht: Dornen an Stengeln und Blättern, Rhaphiden und das mit dem Saponin verwandte Parillin.

Bei Aloëarten: stechende Zähne des Blattrandes, eine Unmasse von Rhaphiden, die bitter schmeckenden Exkrete.

Bei Pontederia crassipes führen die Diaphragmen des schwammigen Blattstiels die lang zugespitzten, ins Lumen hervorstarrenden Kalkoxalatkrystalle und außerdem Rhaphidenzellen und Gerbstoffzellen.

Ich begnüge mich mit diesen wenigen, lückenhaften Andeutungen, die beliebig ausgedehnt werden könnten, um zu einem anderen Punkt, dem Vicariieren der Schutzmittel überzugehen.

2. Vicariieren der Schutzmittel bei verschiedenen Pflanzen.

Für eine Anzahl von Pflanzenfamilien sind gewisse Schutzmittel durchaus charakteristisch; sie kommen entweder sämtlichen Vertretern der Familien zu oder fehlen doch nur bei wenigen Formen. Dies gilt z. B. für die Verkieselung bei den Gräsern, Cyperaceen, Equisetaceen; das Vorkommen von Feilhaaren für die Asperifolien; das Vorhandensein von Rhaphiden für die Amaryllideen, Asparageen, Orchideen, Onagrarieen; die Verbreitung von Bitterstoffen bei den Gentianeen, der Gerbsäuren bei den Farnen, Rosaceen, Geraniaceen, Papilionaceen, Ericineen; der ätherischen Öle bei den Labiaten, der Alcaloïde bei den Solaneen. In anderen Familien herrscht dagegen eine große Mannigfaltigkeit in der

angedeuteten Beziehung, so namentlich in den allerdings sehr umfangreichen Gruppen der Compositen, Araceen und Liliaceen.

Der Vergleich verwandter Pflanzengruppen in bezug auf Ausstattung mit verschiedenartigen Schutzmitteln fördert manche bemerkenswerte Ergebnisse zu Tage und zeigt uns, in welch hohem Grade auch andere Organisationsverhältnisse hierdurch mit beeinflußt werden.

Es kann kaum ein größerer Gegensatz gedacht werden als der, welcher sich zwischen den Vertretern der beiden Gruppen der Muscineen — den Laubmoosen und Lebermoosen — in bezug auf die Ausbildung der Schutzmittel offenbart. Bei den ersteren finden wir vielleicht ausschließlich mechanische, bei den letzteren vorwiegend chemische Schutzmittel. Beiderlei Schutzmittel vicariieren also miteinander in den beiden Unterabteilungen der Klasse der Moose.

Die so zart gebauten, vollständig harmlos aussehenden Lebermoose, welche dem Boden oberflächlich angeschmiegt, anscheinend schutzlos allen Angriffen ausgesetzt sind, bleiben, wie in dieser Abhandlung gezeigt worden ist, dank ihrem unangenehmen Geschmack von omnivoren Tieren verschont. Dasselbe gilt auch von den Laubmoosen, welche wie bekannt, auch von Wiederkäuern nur ungern gefressen werden.

Treffner[1]) giebt von Stoffen, welche bei den Laubmoosen etwa als chemische Schutzmittel in Betracht kommen könnten, nur Gerbstoffartige Substanzen an, die bei Polytrichum commune und Mnium affine, wo sie noch verhältnismäßig häufiger sind, doch nur in Spuren vorkommen. Die mikrochemische Untersuchung, die ich mit verschiedenen Arten vorgenommen habe, ergab mir nur zweifelhafte Resultate[2]). Jedenfalls sind Gerbsäuren, wenn sie überhaupt bei den Laubmoosen vorkommen, nur in solchen geringen Mengen vorhanden, daß sie als Schutzmittel gegen Schnecken und auch gegen andere Tiere nicht in Betracht kommen können. Überhaupt ist im Gegensatz zu den Lebermoosen der Geschmack der Laubmoose — soweit sich wenigstens meine Beobachtungen erstrecken — durchaus milde und angenehm.

---

1) Beiträge zur Chemie der Laubmoose. Dissertation. Dorpat 1881.

2) Vergl. auch Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Untersuchungen a. d. Bot. Institut zu Tübingen, Bd. II.

Von Schneckenfraß ist an diesen Gewächsen draußen nichts oder nur wenig zu sehen und auch bei Fütterungsversuchen verhielten sich die Schnecken meist ablehnend. Immerhin fraßen sie gewöhnlich lieber frische als ausgelaugte Laubmoospflanzen (vgl. S. 586), woraus schon zu entnehmen ist, daß hier mechanischer Schutz vorliegt. Einige Moose sind so hart, daß sie von den Schnecken (Limax agrestis, Arion hortensis, Helix hortensis), auch in der größten Not, kaum beschädigt werden (Polytrichum formosum, Atrichum undulatum, Mnium cuspidatum, Hypnum purum, Hylocomium triquetrum). Wo an den Moosen Spuren von Fraß zu bemerken waren, hatten die Tiere (Limax agrestis) nur die weicheren Teile der Blätter verzehrt. Bei Mnium spec. war z. B. in einzelnen Fällen die Lamina mit Ausschluß des derben Mittelnervs und des gesägten Blattrandes verschwunden. Von Hypnum purum war nur hier und da nach längerer Zeit ein Stengel angebissen worden.

Härte der Zellhäute, sowohl bei glatter als bei rauher Oberfläche, können wir hier als die Schutzmittel bezeichnen, die in großer Formenmannigfaltigkeit vorkommen. Ich erinnere hier bloß an die starren Spitzen der Blätter vieler Moose und an deren scharf gesägten Rand (Mnium, Polytrichum, Bartramiaarten), an die spitzen Zähnchen der Paraphyllien von Thuidium tamariscinum, an die Warzen und spitzen Höckerchen, welche die Blattfläche vieler Arten (Andreaea petrophila, Orthotrichum Lyellii, Thuidium tamariscinum, Racomitrium lanuginosum u. s. w.) uneben machen, an die rauhen Kapselstiele von Buxbaumia aphylla (siehe weiter oben S. 626) und Brachythecium rutabulum.

Die Widerstandsfähigkeit der Laubmoose gegen die Angriffe der Schnecken beruht wohl hauptsächlich auf dem hohen Kieselsäuregehalt der Membranen, welcher nach Treffner (l. c. S. 58) namentlich bei Funaria hygrometrica ganz beträchtlich ist.

Der weiter oben hervorgehobene Gegensatz von chemischem und mechanischem Schutz in den beiden Abteilungen der Moosklasse, ist nicht ganz durchgreifend. Zwar ist es mir noch nicht gelungen, chemische Verteidigungsmittel bei Laubmoosen aufzufinden; mechanische sind aber bei Lebermoosen in nicht zu verkennender Weise vorhanden. Vor allem verdienen einige Riccien der Erwähnung. Bei der schwimmenden Riccia natans finden wir außer den „Schutzkörpern“, welche sowohl im Thalluskörper

als in den Ventralschuppen vorhanden sind, mechanische Waffen. Die von der Unterseite des Thallus ausstrahlenden langen Ventralschuppen sind, namentlich nach der Spitze hin, mit scharfen Zähnen versehen. Eine andere landbewohnende Riccia (R. ciliata) trägt am Rande des Thallus abstehende Feilborsten, welche sich am Scheitel über dem eingesenkten Vegetationspunkt, denselben gegen Verletzung schützend, zusammenneigen.

Ein ebenso scharfer Gegensatz wie zwischen Laub- und Lebermoosen existiert unter den Pteridophyten zwischen den Equiseten und Farnen. Während bei den Farnen mit wenigen Ausnahmen nur chemische Schutzmittel gefunden werden — Gerbsäuren, Filixsäure bei Filix mas — sind die allerdings in der Jetztwelt bloß durch eine einzige Gattung vertretenen Equisetaceen wohl ausschließlich mechanisch, durch die verkieselten Zellwände, verteidigt.

Innerhalb einer und derselben Familie, deren Vertreter nicht durch ein gemeinsames Schutzmittel charakterisiert sind, sehen wir häufig einzelne Unterabteilungen oder Gattungen durch bestimmte Schutzwaffen gekennzeichnet. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Familie der Liliaceen.

Rhaphiden kommen den Vertretern zahlreicher Gattungen zu (Scilla, Hyacinthus, Ornithogalum, Gagea u. s. w.). Bei der Gattung Allium fehlen die Rhaphiden, hier finden wir als vicariierende Verteidigungsmittel das scharfe Knoblauchöl. Bei Lilium, Tulipa, Fritillaria, welche sowohl des Knoblauchöls als der Rhaphiden entbehren, finden sich noch nicht genauer bekannte Gifte (bei Tulipa das Tulipin vgl. Husemann).

Die Familie der Araceen, deren anatomische Verhältnisse so genau untersucht [1]) und bereits für die systematische Einteilung benutzt worden sind [2]), würde ganz besonders Anlaß zu instruktiven vergleichenden Betrachtungen geben. Hier sei bloß auf Arum maculatum und Acorus calamus hingewiesen. Die Rhaphiden bei der ersteren und den in den Sekretbehältern enthaltenen scharfen Stoff bei der zweiten Pflanze können wir als vicariierende Schutzmittel ansprechen.

---

1) van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroïdées. Annales des sc. nat. 5e serie, T. V.

2) Engler, Beiträge zur Kenntnis der Araceae in Engler's Botanischen Jahrbüchern.

Auch innerhalb einer eng umgrenzten Gattung bleiben sich in manchen Fällen die Schutzmittel nicht gleich und zwar können bei nahe verwandten Pflanzen verschiedene chemische Schutzmittel miteinander vikariieren oder aber auch chemische mit mechanischen. Für den ersteren Fall liefert uns die Gattung Sedum ein ausgezeichnetes Beispiel.

Unsere Fettpflanzen aus den Familien der Crassulaceen und Saxifrageen werden, wie KERNER (l. c.) erwähnt und in den Alpen, wo diese Pflanzen besonders massenhaft vorkommen, leicht zu beobachten ist, von den weidenden Rindern verschmäht und zwar hauptsächlich wegen ihres astringierenden Geschmacks. Im Sommer kommt allerdings hierzu der intensiv saure Geschmack, der aber z. B. bei Sempervivum tectorum im Winter ganz und gar der Astringenz gegenüber zurücktritt. Auch Schnecken lassen die gerbstoffreichen Blätter unberührt und vertilgen sie rasch erst nach Entfernung des Gerbstoffs oder nach Niederschlagung desselben vermittelst Kalibichromat.

Bemerkenswert ist das Verhalten der zwei einander sonst sehr nahe stehenden Sedumarten: S. boloniense (sexangulare) und S. acre. Die erstere Art verhält sich wie die meisten anderen Gattungsgenossen. In ihren Blättern führt sie Gerbstoff in Epidermiszellen, ferner beträchtliche Mengen Gerbstoff in isolierten Zellen des Rindengewebes und in der Leitscheide um die Gefäßbündel [1]). Der Geschmack der Blätter ist stark zusammenziehend. Bei Sedum acre tritt der Gerbstoff sehr zurück. In den Zellen des Blattparenchyms, die bei S. boloniense davon am meisten führen, fehlt er hier vollständig. Ich fand ihn zur Blütezeit nur in der Leitscheide und in den Gefäßbündeln, im Winter außerdem in rot gefärbten Zellen der Oberhaut. Dem geringen Gerbstoffgehalt entsprechend, ist hier von astringierendem Geschmack der Blätter nichts wahrzunehmen, dafür tritt aber der bekannte brennend scharfe, durch ein Alkaloïd [2]) bedingte Geschmack um so deutlicher hervor.

---

1) Genaueres „über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen" in der unter diesem Titel veröffentlichten Arbeit von ED. WAGNER, Dissert. Gött. 1887.

2) MYLIUS, Arch. f. Pharmazie, 3. Reihe, Bd. I, 1872. JÜNGST, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Sedum acre. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharmacologie von NAUNYN und SCHMIEDEBERG, Bd. XXIV, 1888.

Bei den beiden Sedumarten vicariieren also als Schutzmittel Gerbstoff und das brennend scharfe Alkaloïd. Gerbstoff besitzen beide Arten, aber nur bei S. boloniense hat derselbe eine derartige Steigerung erfahren, daß er gegenüber Tieren, welche gegen Gerbstoff nicht besonders empfindlich sind, eine namhafte Schutzwirkung ausüben kann. Von Interesse wäre es festzustellen, ob das Alkaloïd nicht auch bei S. boloniense wenigstens spurweise vorkommt.

3. Wechsel der Schutzmittel in verschiedenen Teilen einer und derselben Pflanze.

Es giebt gewiß nur wenig Pflanzen, welche in allen ihren Teilen dieselben Schutzwaffen ausbilden. Ganz abgesehen von der blühenden Region, in welcher bei vielen Pflanzen mechanische und chemische Schutzmittel auftreten, die den Vegetationsorganen abgehen (vergl. Kerner in beiden zitierten Schriften), ist es gar nicht selten, daß auch an den Vegetationsorganen einer und derselben Pflanze verschiedene Schutzmittel einander ergänzen oder gar miteinander vicariieren.

Zwischen Blatt und Stengel treten in bezug auf die Ausrüstung mit Schutzmitteln nicht selten erhebliche Unterschiede hervor. Statt vieler Beispiele mag hier bloß ein genauer experimentell verfolgter Fall mitgeteilt werden.

Zu den für die Familie der Labiaten charakteristischen Drüsen, welche ätherisches Öl sezernieren, kommen in vielen Fällen Feilhaare hinzu. Bei Hyssopus officinalis ist der schwach drüsige Stengel von solchen abwärts gerichteten Haaren rauh; die stark drüsigen Blätter sind dagegen nur spärlich behaart. Legen wir einen beblätterten Stengel dieser Pflanze der Gartenschnecke vor, so frißt, wie wir das schon in zahlreichen ähnlichen Fällen beobachtet haben (vgl. S. 613), das Tier zuerst die borstigen Stengel weg und läßt die besser chemisch geschützten Blätter liegen. Behandeln wir aber das Objekt vorher mit Alkohol, so verschwinden nunmehr zuerst die Blätter, während der noch durch seinen Borstenüberzug verteidigte Stengel erst später angegriffen wird. Diese auch bei anderen Labiaten (z. B. Thymus serpyllum) verbreitete Kombination ist ein lehrreiches Beispiel für partielle gegenseitige Vertretung von chemischen und mechanischen Schutzmitteln, die sich in ihrer Wirkung unterstützen.

Besonders große Unterschiede in der Ausbildung der Verteidigungsmittel wird man aber in vielen Fällen zwischen den oberirdischen und unterirdischen Organen, speziell den Wurzeln, auffinden. Erstens sind beiderlei Organe durch ihr Vorkommen über oder in der Erde den Angriffen verschiedener Feinde ausgesetzt und zweitens sind über die Oberfläche der Wurzel hervorragende Schutzmittel, wie Drüsenhaare, Borstenhaare gemäß der Organisation der Wurzel nicht möglich. Wir werden daher auch bei Pflanzen, welche äußere Schutzmittel der angedeuteten Art an ihren oberirdischen Organen führen, in dieser Beziehung besonders große Unterschiede vorfinden. In anderen Fällen wieder werden sich die Schutzmittel in Wurzeln und Sprossen im wesentlichen gleich bleiben. Durch biologische Gesichtspunkte geleitete vergleichende Untersuchungen versprechen eine reiche Ernte auf diesem Gebiete.

Innere Schutzmittel, und zwar sowohl mechanische als chemische, sind wohl in der Mehrzahl der Fälle durch die ganze Pflanze verbreitet. Milchröhren, Balsamgänge, verschiedenerlei andere innere Drüsen, Rhaphiden treten meist, wie in den Stengeln und Blättern, so auch in den Wurzeln auf, so daß es unnütz ist, einzelne Beispiele anzuführen. Von größerem Interesse sind diejenigen Pflanzen, bei welchen in Wurzeln und Sprossen verschiedene Schutzmittel mit einander vicariieren. Sehr eigentümlich verhalten sich Arten der Gattung Acacia.

An den oberirdischen Teilen treten bei vielen Formen die uns hier nicht näher interessierenden Dornen auf und in den Blättern, Phyllodien und Axen finden sich beträchtliche Mengen von Gerbstoffen, welche den stark astringierenden Geschmack der oberirdischen Teile bedingen. In den Wurzeln fehlt nun aber merkwürdigerweise der Gerbstoff — untersucht habe ich Acacia longifolia, A. pulchella, A. lophantha, A. verticillata — dafür aber treten ein starker, den Gärtnern wohl bekannter Knoblauchgeruch und ein scharfer Geschmack hervor, welche beide den oberirdischen Organen durchaus fehlen.

Einen anderen sehr eigentümlichen Fall des Vicariierens verschiedenartiger Schutzmittel bietet die schon den Alten unter dem Namen Chamaeleo albus[1]) bekannte nordafrikanische Pflanze. Die Wurzel der genannten Art (Atractylis gummifera) ent-

---

1) Baillon, Dictionnaire de Botanique, Paris 1876, T. I.

hält ein heftig wirkendes Gift, während die Blätter, welche jung in Algerien als Salat genossen werden, den bei Disteln gewöhnlichen Dornenschutz besitzen.

Wenn im vorhergehenden vom Vikariieren von Schutzmitteln gesprochen worden ist, so war dies bloß im biologischen Sinne gemeint: gewisse Struktureigentümlichkeiten oder Exkrete vertreten einander im Verteidigungskampfe der Pflanze gegen die Tierwelt. Bald sind es verkieselte oder verkalkte Zellhäute, welche mit dem Inhalt von Exkretbehältern vikariieren, bald sehen wir Rhaphiden (Arum) an Stelle anderer Exkrete (Acorus) auftreten. Von Homologie der einander vertretenden Gebilde kann natürlich in solchen Fällen keine Rede sein. Umgekehrt können übereinstimmender Bau, Anordnung und Entwickelung gewisser Gewebeformen nicht auf dieselbe Funktion schließen lassen.

Die ganze Organisation der Milchröhren ist in vielen Fällen wenigstens nicht anders verständlich, als wenn man in ihnen die Behälter und Vehikel von chemischen Schutzmitteln erblickt, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß sie noch andere Funktionen haben können. Die geringste Verletzung mancher Milchpflanzen (Euphorbia, Lactucaarten) bringt einen, durch die bekannte Anordnung der Milchröhren (siehe weiter unten) bedingten, großen Stoffverlust mit sich, der reine Verschwendung wäre, wenn er nicht zugleich einen Vorteil mit sich brächte. Es ist nicht denkbar, daß ohne Vorteil solche verschwenderische Einrichtungen hätten zur Ausbildung gelangen können. Wird eine der oben erwähnten Pflanzen mit giftigem oder bloß widerlich schmeckendem Inhalt der Milchröhren an irgend einer Stelle von einem Tier angebissen, so wird der unter hohem Druck stehende Inhalt nach der gefährdeten Stelle hinbewegt, um sich in die Mundteile des Angreifers zu ergießen. (Dem in den Milchröhren enthaltenen Gummi mag die Funktion zukommen, die Wunden zu verstopfen und zu verkleben [1]).

Diese Bedeutung der Milchröhren kann nun bei gleichzeitiger Ausbildung anderer ergiebiger Schutzmittel bei gewissen Pflanzen

---

1) Vergl. de Vries, Sur la fonction des matières résineuses dans les plantes. Archives néerlandaises T. XVII. E. Schmidt, Botanische Zeitung 1882, S. 462. Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen, in Sitzungsberichten der Berliner Akad. 1885.

verloren gegangen sein. Solch ein Fall liegt vielleicht bei manchen Campanulaceen, welche andere sehr wirksame mechanische Schutzmittel (Feilborsten oder Oberhautzähne) besitzen, vor. Von zahlreichen Arten, deren Milchsaft ich gekostet habe, war er mit wenigen Ausnahmen selbst zur Blütezeit, wo der unangenehme Geschmack der Milchsäfte vieler Pflanzen eine Steigerung zu erfahren pflegt, vollkommen milde und süß. Bei diesen Pflanzen scheinen also die Milchröhren die ihnen in der Mehrzahl der Fälle zukommende, ursprüngliche Bedeutung, die Träger von chemischen Schutzmitteln zu sein, verloren zu haben und bloß noch als Bahnen für die Stoffbewegung zu dienen. Auf die Richtigkeit des angeführten Beispiels lege ich kein besonderes Gewicht. Es sollte daran bloß gezeigt werden, daß biologische Gesichtspunkte herbeigezogen werden müssen bei Behandlung der vergleichenden Anatomie der Sekretionsorgane. Erst wenn dies einmal geschieht, wird es gelingen, die noch so unklare Rolle der Milchsaftbehälter und die bekannten Korrelationserscheinungen zwischen Milchröhren und Siebröhren unserem Verständnis näher zu rücken.

Das vorstehende Beispiel können wir auch benutzen, um der Ansicht Ausdruck zu geben, daß bei inneren Organen, wie den Milchröhren, ebensogut wie bei äußeren ein Funktionswechsel eintreten kann, der im Zusammenhang mit der Einwirkung der Außenwelt, hier speziell des Tierreichs steht. Der Einfluß der Tierwelt macht sich nicht nur in den nach außen zutage tretenden Einrichtungen des Pflanzenleibes, sondern auch in den inneren Strukturverhältnissen und ganz besonders auch in den Exkretionsapparaten geltend. Die jetzt sehr im Aufblühen begriffene vergleichende Pflanzenanatomie mit Anwendung auf die Systematik benutzt zu ihren Deduktionen mit Vorliebe auch die Exkretionsorgane der Pflanzen, und nicht selten wird hier von der stillschweigenden oder auch offen ausgesprochenen Voraussetzung ausgegangen, daß dieselben in höherem Grade als andere Organsysteme äußeren Einflüssen entzogen seien. Ob dies aber mit Recht geschieht, das ist eine Frage, deren Beantwortung ich dem Leser dieser Abhandlung überlassen will.

4. Allgemeine Verbreitung der Schutzmittel.

Bis jetzt ist es dem Verfasser dieser Abhandlung nicht gelungen, eine wildwachsende Phanerogame zu finden, welche nicht gegen gewisse Schnecken in irgend einer Weise geschützt wäre.

Da jedoch meist Kräuter und Stauden zu den Versuchen herangezogen worden sind, so könnte vielleicht die Einwendung gemacht werden, daß Bäume und Sträucher, welche in Folge ihres Wuchses den Angriffen dieser Tiere weniger ausgesetzt sind, eines Schutzes gegenüber denselben kaum bedürftig seien. Wenn dies auch für erwachsene Pflanzen mit gewissen Einschränkungen richtig ist, so darf doch nicht vergessen werden, daß im Keimlingsstadium diese Pflanzen ganz denselben Gefahren wie niedrige Pflanzen ausgesetzt sind. Der große Schaden, welchen Schnecken den Keimpflanzen von Bäumen und Sträuchern zufügen, ist sattsam bekannt. Darwin (Entstehung der Arten Kap. III) sah von 357 Sämlingen unserer verschiedenen Holzarten, die auf einem kleinen Raum zusammen sich entwickelt hatten, nicht weniger als 295 hauptsächlich durch Schnecken und Insekten zerstört werden.

Die Zerstörung wäre ohne die Schutzmittel, chemische und mechanische, welche diese Pflanzen besitzen, eine noch viel größere, vielleicht vollständige gewesen. Ich will hier nicht die Versuche, die ich mit verschiedenen Bäumen, Nadelhölzern, Pappeln, Weiden, Ahorne, Ulmen, Buchen, Birken, Erlen, Linden, Weißdorn u. s. w.) ausgeführt habe, im einzelnen mitteilen, sondern bloß das allgemeine Resultat hervorheben, daß ich alle diese Pflanzen mit Schutzmitteln versehen fand, nach deren Entfernung die Blätter rasch der Zerstörung seitens der Schnecken anheimfielen. Häufig sind auch hier, wie bei Kräutern, die rauhen Blätter den weichen gegenüber im Nachteil: so wird das rauhe Blatt von Broussonetia papyrifera lieber benagt als das glatte, weiche von Morus alba; Ulmus und Corylus haben mehr zu leiden als Fraxinus und Acer (vgl. weiter oben S. 617 u. ff.).

Schutzlos den von mir berücksichtigten Schnecken preisgegeben, fand ich nur Kulturpflanzen, vor allem den Salat (Lactuca sativa), so lange er jung ist. Selbst von den empfindlichen Arten, wie Helix hortensis, H. fruticum wird er mit Vorliebe verzehrt. Der Salat ist daher auch nur unter dem Schutz des Menschen existenzfähig, der oft genug einen erfolglosen Kampf mit den gefräßigen Mollusken zu bestehen hat. Die Keimpflanzen von Lactuca scariola, von der nach der übereinstimmenden Ansicht der Botaniker[1]), der Salat nur eine Kultur-

1) Alphonse de Candolle. Der Ursprung der Kulturpflanzen. Internationale wissensch. Bibliothek. Deutsche Übersetzung 1884, S. 118.

form sein soll, wird von denselben Schnecken nur im ausgelaugten Zustande gern gefressen.

Kartoffeln und Möhrenwurzeln, welche den verschiedenen Schneckenarten so sehr zusagen, sind durch ihr Vorkommen in der Erde den Angriffen dieser Tiere weniger ausgesetzt. Die Kartoffel ist übrigens schon durch ihren Peridermüberzug den schwächeren Formen schwer zugänglich. Der Raps (Brassica napus), welcher oft sehr stark von der Ackerschnecke (Limax agrestis) heimgesucht wird, ist gegen die zarteren Schneckenarten, wie Helix hortensis schon verhältnismäßig gut geschützt. Die Bedeutung der Verkieselung für die Gräser, des Gerbstoffgehalts für die Papilionaceen, welche trotz dieser Verteidigungsmittel bedeutend von der Ackerschnecke geschädigt werden können, ist bereits an anderer Stelle besprochen worden.

Nicht anders als bei den Phanerogamen verhält es sich bei den Kryptogamen. Alle genauer untersuchten größeren Formen fand ich mit Schutzmitteln gegen omnivore Schnecken versehen, Pteridophyten und Bryophyten, Algen, größere Pilze und Flechten, sie alle würden ohne gewisse Schutzeinrichtungen rasch der Zerstörung anheim fallen. Die Ergiebigkeit des Schutzes ist bei niederen wie bei höheren Pflanzen außerordentlich verschieden. Raschwüchsigkeit, ergiebiges Regenerations- und Reproduktionsvermögen, das sind alles Eigenschaften, welche den Mangel an besonders energischen und vielseitig wirksamen Schutzmitteln bis zu einem gewissen Grad ausgleichen können. Pflanzen, denen jene Vorzüge abgehen, müssen natürlich um so besser geschützt sein. Während z. B. unter den Algen die raschwüchsigen, stark sich vermehrenden Chlorosporeenformen, trotz ihrer Schutzwaffen, von größeren Wasserschnecken in Unzahl vertilgt werden, bleiben die langsamer wachsenden Batrachospermumrasen unberührt; die ebenfalls trägwüchsigen Chroolepusarten werden von den Landschnecken verschont.

Unter den Lebermoosen werden (vgl. S. 606) die reichlich mit Brutknospen versehenen Lunularia und Marchantia rascher vertilgt als Fegatella und Reboulia.

Auch bei den Phanerogamen sind trägwüchsige Pflanzen besonders gut geschützt: Daphne mezereum, Taxus baccata. Dasselbe gilt auch für Gewächse mit exponierter Lebensweise: die Frühlingspflanzen mit kurzer Vegetationszeit und auffallenden Blüten, Knollen- und Zwiebelgewächse, viele bisannuelle sind mit energisch wirksamen Schutzwaffen versehen. Von exotischen

Pflanzen sei hier nur auf das große Kontingent von Giftpflanzen, welches die Lianen der tropischen Urwälder stellen, hingewiesen.

In Bezug auf die Verteilung der Schutzmittel auf die verschiedenen Teile der Pflanzen läßt sich nur das eine Allgemeine sagen, daß keine Organkategorie und vielleicht überhaupt kein Organ derselben vollständig entbehrt. Dort, wo man ihr Vorhandensein am wenigsten vermuten würde, treten sie oft in sehr auffallender Weise hervor.

Organe, welche für die Erhaltung des Individuums oder der Art besonders wichtig sind, zeigen sich den übrigen Teilen derselben Pflanze gegenüber häufig besonders gut mit Verteidigungsmitteln ausgerüstet.

Für die Blüten ist auf Kerner's mehrfach zitiertes Werk hinzuweisen. Kerner (S. 204) hebt hervor, dass weidende Tiere von denjenigen Pflanzen, deren Blätter ihnen zur Nahrung dienen, vielfach die Blüten verschonen, und führt eine Reihe von Beispielen an, die diesen Satz bekräftigen. In vielen Fällen treten nämlich in der blühenden Region zu den in den Vegetationsorganen vorhandenen Schutzmitteln neue hinzu oder dieselben erfahren eine quantitative Zunahme. Daß die Blütenköpfe vieler Kompositen noch stärker bewehrt sind als die Vegetationsorgane, ist einem jeden bekannt; aber auch innere Schutzmittel zeigen in mehreren genauer untersuchten Fällen nach der blühenden Region hin eine Steigerung in quantitativer Beziehung.

Bei Sedum dasyphyllum, S. album, S. sexangulare nimmt an blühenden Exemplaren der Gerbstoffgehalt nach der blühenden Region hin zu. In verschiedenen Höhen durch die Blütenstandaxe geführte Querschnitte färben sich mit Eisenchlorid um so intensiver, je näher den Blüten die Querscheiben entnommen worden sind. Auch die Kronen-, noch mehr aber die Kelchblätter zeichnen sich durch ihren astringierenden Geschmack aus. Bei dem scharf schmeckenden Sedum acre zeigt die Schärfe nach den Blüten hin ebenfalls eine Steigerung.

An Ausnahmen von der erwähnten Regel fehlt es allerdings nicht, und öfters sah ich Schnecken mit Vorliebe an Blüten fressen. So findet man häufig Arionexemplare an den Blütenköpfen von Leontodon taraxacum. Auch andere Schneckenarten benagen gern die abgefallenen, aber noch frischen Blüten verschiedener Sträucher und Bäume. Dies sind jedoch immerhin Ausnahmen; die Blumen bleiben sehr häufig verschont und noch mehr, wo die

Blumen von auffälliger Färbung und beträchtlicher Größe sind, sehen wir meist die ganze Pflanze mit um so kräftigeren Schutzwaffen versehen. Eine den Herbivoren durch leuchtende Farben der Blüten von weitem auffallende Pflanze, die zugleich ein diesen angenehmes Futter böte, wäre in kurzer Zeit der Vernichtung anheimgefallen. Die in den buntesten Farben prangenden Blumen unserer Wiesen und Wälder sind denn auch nur zum geringsten Teil gute Futterpflanzen, die auch im frischen Zustande gern vom Vieh gefressen werden. Die meisten guten Futtergewächse sind, mit Ausnahme einiger Papilionaceen, die zu einer Zeit blühen, wo Futter in Fülle vorhanden ist, mit unscheinbaren Blüten versehen.

Bei Vegetationsorganen, die aus irgend einem Grund den Angriffen von Tieren besonders stark ausgesetzt sind, tritt sehr häufig eine Verstärkung der Verteidigungsmittel ein. Junge, eben in Entfaltung begriffene Pflanzenteile, welche wegen ihrer Zartheit besonders gefährdet erscheinen, sind in diesem Stadium oft besser geschützt als nach vollendetem Wachstum. Borsten und Drüsenhaare werden bekanntlich sehr frühzeitig ausgebildet und stehen anfangs viel dichter gedrängt als später; ganz dasselbe gilt für viele innere Schutzmittel, wie Rhaphiden, Gerbstoff, Ölkörper, ätherische Öle u. s. w. Anfangs sind die Behälter, in welchen diese Exkrete abgelagert sind, einander sehr genähert, um später bei der Streckung der Organe immer weiter aus einander zu rücken.

Spitzen und Ränder, häufig auch die Nerven der Blätter sind der übrigen Blattfläche gegenüber oft in bezug auf Ausstattung mit Schutzmitteln bevorzugt. Auf die Mitteilung zahlreicher Beispiele, die für die mechanischen Schutzwaffen einem jeden bekannt sind, verzichtend, verweise ich hier auf einige wenige Fälle.

So sind die den Angriffen größerer Tiere zunächst zugänglichen Blattspitzen mancher Semperviven und anderer Crassulaceen dem übrigen Blatt gegenüber durch einen größeren Gerbstoffgehalt ausgezeichnet, welcher hier schon durch die dunkelrote Färbung verraten wird.

Für rhaphidenführende Blätter liegen ähnliche Beobachtungen vor. Nach BOKORNY[1]) sind bei den Dioscoreaceen, Taccaceen, Smilaceen die Rhaphidenschläuche öfters am Rande und

1) Über die „durchsichtigen Punkte“ in den Blättern. Flora 1882, S. 341.

an der Spitze des Blattes allein vorhanden oder doch wenigstens stärker angehäuft als in den übrigen Teilen der Blattfläche.

Die starke Bewaffnung der Blattstiele vieler Pflanzen mit mechanischen Verteidigungsmitteln ist allgemein bekannt; nicht minder gut ausgerüstet sind dieselben bei Gewächsen mit chemischem Schutz. Ganz besonders notwendig ist kräftiger Schutz der Blattbasen dort, wo dieselben zu einem notwendiger Weise zart bleibenden Gelenkpolster ausgebildet sind. Die von PFEFFER[1]) entdeckten Gerbstofftropfen in den Gelenkpolstern von Mimosa pudica verdienen in diesem Zusammenhang der Erwähnung, und es wird sich eine Verstärkung der Schutzmittel ohne Zweifel auch in den Bewegungsorganen anderer Pflanzen nachweisen lassen.

Auch die Wurzelhaube, das Schutzorgan der Wurzelspitze, besitzt in vielen Fällen deutlich hervortretende Schutzmittel. Rhaphiden fand HEGELMEYER[2]) in zerstreuten Zellen der Wurzelhaube sämtlicher Lemnaceen. Bei verschiedenen Peperomia-arten kommen beträchtliche Mengen ätherischen Öls in der Wurzelhaube vor. Besonders häufig ist aber darin Gerbstoff anzutreffen. Bald findet er sich gleichmäßig in allen Zellen, bald ist die in der Axenrichtung, d. h. über dem Vegetationspunkt gelegene Partie gerbstofffrei. HORN[3]) giebt dieses Verhalten für einige Kompositen mit zugespitztem Wurzelende an.

Bei Eichhornia speciosa ist der Gerbstoff auf einzelne, ziemlich regelmäßig verteilte Zellen der Wurzelhaube beschränkt.

5. Verteilung der Schutzmittel auf dem Querschnitt der Organe.

Die den Angriffen der Tiere direkt ausgesetzte Oberfläche der Pflanzenorgane ist in sehr zahlreichen Fällen der Sitz der Verteidigungsmittel. Die mechanischen Verteidigungswaffen nehmen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Peripherie der Organe ein. Seltener sehen wir sie im Innern angebracht (z. B. Rhaphiden, Schleimzellen, innere Haare der Nymphaeaceen). Die vorwiegend peripherische Anordnung der mechanischen Schutzmittel steht mit dem zu erzielenden Effekt im engsten Zusammen-

1) PFEFFER, Physiologische Untersuchungen, 1873, S. 13.

2) Die Lemnaceen, Leipzig 1868, S. 84.

3) HORN, EWALD, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Kompositen, Dissert., Göttingen 1888.

hang: durch sie wird den Tieren der Zutritt zu den Pflanzenteilen, deren Geschmack ihnen zusagt, erschwert oder unmöglich gemacht. Ganz anders die Wirkungsweise der chemischen Schutzmittel und der in dieser Hinsicht ihnen anzureihenden Rhaphiden: in den Fällen, wo den Tieren nicht schon durch den Geruchssinn die Beschaffenheit der chemisch geschützten Pflanzen verraten wird, können die chemischen Schutzmittel, mit Ausnahme der Fälle, wo sie ganz oberflächlich angebracht sind (z. B. Drüsenhaare), sich erst bei bereits eingetretener Verletzung der Pflanzen geltend machen. Intelligentere Tiere werden natürlich, von der Erfahrung Gebrauch machend, die ihnen unangenehmen Pflanzen allerdings schon an Gestalt, Färbung und Geruch zu erkennen wissen.

Wenn es sich um Schutz gegen höhere Tiere (Wiederkäuer, Nager u. s. w.) handelt, so wird es, falls die chemischen Schutzmittel nicht etwa wie manche Drüsenhaare schon bei bloßer Berührung ihre Wirkung ausüben, sondern im Innern der Organe angebracht sind, für die Wirkung ziemlich gleichgiltig sein, ob sie bei dünnen Organen, wie jungen Stengeln und Blättern, nach der Peripherie oder nach der Mitte des Querschnitts gerückt sind. In massigeren Organen, wie Stämmen und Wurzeln wird dagegen die so sehr verbreitete Ablagerung der Schutzstoffe in der Rinde, welche den Angriffen der Tiere unmittelbar ausgesetzt ist, auch größeren Tieren gegenüber von eminenter Bedeutung sein. Kommt es aber auf die Abwehr gegen kleinere Tiere, wie z. B. die Schnecken an, so muß die peripherische Anordnung der Schutzmittel auch bei jugendlichen, dünnen Organen als eine besonders vorteilhafte Einrichtung erscheinen, auch dann, wenn die Exkretbehälter nicht über die übrige Organoberfläche hervorragen. Das die Stengel- oder Blattoberfläche abraspelnde Tier bekommt gleich bei den ersten Freßversuchen die ihm unangenehmen Stoffe zu schmecken und unterläßt es, dem Pflanzenteil tiefere Wunden anzubringen. Dies der ohne weiteres einleuchtende Nutzen der so sehr verbreiteten Ablagerung der Schutzmittel entweder in der Oberhaut selber oder in den daran grenzenden Gewebeschichten, wo sie dem Assimilationsparenchym den Raum streitig machen.

Auf das Vorkommen der Alcaloide in der Epidermis, den Haaren, den äußeren Rindenschichten haben Errera, Maistriau und Clautriau (l. c.) hingewiesen, und es wird sich ohne Zweifel oberflächliche Anordnung für viele andere Schutzstoffe nachweisen lassen, wie dies z. B. für den Gerbstoff bekannt ist, der bald gleichmäßig auf alle Zellen einer bestimmten Gewebeform ver-

teilt, bald auf einzelne Idioblasten beschränkt ist. Solche Idioblasten kommen nicht nur in dem Grundgewebe, sondern auch in der Epidermis vor. Ich erinnere hier bloß an die gerbstoffführenden Schläuche der Oberhaut bei den Saxifragen der Sektion Cymbalaria, welche von ENGLER (Bot. Zeitung 1871) beschrieben worden sind, und an die gerbstoffreichen Zellen der Oberhaut der Veilchen und vieler Crassulaceen (WAGNER, l. c., S. 16).

Auch in der Wurzelepidermis kommen ähnliche Differenzierungen vor. Bei Euphorbia peplus[1]) und Ricinus communis[2]) alternieren reichlich gerbstoffführende Zellreihen mit andern, welche frei von Gerbstoff sind oder nur Spuren dieser Substanz führen. Analoge Verhältnisse werden sich ohne Zweifel für manche anderen chemischen Schutzstoffe nachweisen lassen.

Die Wurzelhaare vieler Pflanzen entbehren, trotz ihrer kurzen Lebensdauer und meist verborgenen Lage, keineswegs der Schutzmittel. Bis jetzt ist allerdings bloß das Vorkommen von Gerbstoff im Innern der Wurzelhaare verschiedener Pflanzen festgestellt worden[3]), wo er je nach den Arten in wechselnden Mengen vorkommt. Aber nicht nur im Innern der Wurzelhaarzellen, sondern auch an deren Oberfläche tritt Gerbstoff als Exkret auf. Bis jetzt fand ich diese merkwürdige Erscheinung bloß bei Oxalis acetosella, deren Wurzelhaare an der Spitze mit einem von einer zarten Hülle umgebenen Gerbstofftropfen versehen sind.

Außer der Oberhaut ist in den Wurzeln namentlich die an die Epidermis grenzende Schicht, welche DE BARY als Hypodermis bezeichnet (assise subéreuse von VAN TIEGHEM) häufig der Sitz der Schutzmittel. Bei Acorus calamus und Valeriana findet man hier (VAN TIEGHEM, Traité de Botanique p. 696) bedeutende Mengen der diesen Pflanzen eigentümlichen Exkrete. Auch Gerbstoff findet sich in dieser Zellschicht bei vielen Pflanzen in bedeutenderen Mengen eingelagert, so z. B. nach Ew. HORN bei manchen Kompositen[4]). Nach noch nicht veröffentlichten Beobachtungen des Herrn stud. VOIGT ist in der Hypodermis der

1) CH. DARWIN, Linnean Society Journal 1882, Bd. XIX.

2) KUTSCHER, Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanzen, Flora 1883, S. 41.

3) Vergl. PFEFFER, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, 1886.

4) HORN, EWALD, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Kompositen, Göttingen, 1888.

Wurzeln der Alliumarten viel Knoblauchöl enthalten. Ich verzichte auf die Mitteilung weiterer Beispiele für das Vorkommen von Schutzsekreten in der Hypodermis, deren Wandungen, wie bekannt, verkorkt und häufig stark verdickt sind. Ist die Epidermis der Wurzeln abgestorben, was meist sehr frühzeitig zu geschehen pflegt, so tritt die Hypodermis an deren Stelle und übernimmt die vorher jener Zellschicht zukommende Aufgabe, das Innere der Wurzel gegen Schädigungen zu schützen: dies die biologische Erklärung der Exkretanhäufungen in der Hypodermis.

Die bei milchenden Gewächsen meist durch die ganze Pflanze hindurch verbreiteten Milchröhren gehen in den Blättern oft bis zur Epidermis heran oder verlaufen eine Strecke weit zwischen Epidermis und Pallisadenparenchym: so in den Blättern vieler Euphorbien. Diese Strukturverhältnisse lassen sich keineswegs, wie es Haberlandt [1]) versucht hat, aus dem von ihm aufgestellten Prinzip der Ableitung der Baustoffe erklären, sondern einzig und allein, wenn man die Milchröhren als die Träger der chemischen Schutzmittel betrachtet. Ganz besonders gilt dies aber von dem merkwürdigsten Fall peripherischer Endigung von Milchröhren, welchen Trécul [2]) bei der Lobeliacee Syphocampylus manettiaeflorus entdeckt hat. Hier gehen die Zweigenden der Milchröhren zwischen den Zellen der Epidermis hindurch und springen dort selbst als kleine Papillen hervor. Auch bei einigen einheimischen Pflanzen senden die Milchsaftschläuche zarte Fortsätze über die Oberhaut hinaus. Einige Lactucaarten lassen, wie bekannt, bei der leisesten Berührung Milchsaft austreten, insbesondere an den Blütenköpfchen, an deren Hüllblättern die freien Endigungen besonders häufig sind. Die Blätter der Hüllkelche von Lactuca perennis sind mit zahlreichen abwärts geneigten haarähnlichen Fortsätzen versehen. An in Chloralhydrat durchsichtig gemachten Präparaten läßt sich der Zusammenhang dieser Fortsätze, welche sich zwischen den Epidermiszellen durchzwängen, mit dem inneren Milchröhrensystem unschwer nachweisen.

Chemische Schutzmittel findet man in tieferliegenden Geweben besonders häufig in den Scheiden um die Gefäßbündel

1) Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch., Wien 1883.

2) Zitiert in de Bary's Anatomie.

oder in der Nähe der letzteren. ERRERA giebt dies an für die Alkaloïde, welche bei Narcissus namentlich auch in der Endodermis der Wurzeln und in einer Scheide um die Gefäßbündel des Blütenstandes vorkommen. Auch Gerbstoff ist bei zahlreichen Pflanzen besonders massenhaft in Scheiden um die Gefäßbündel angehäuft; dasselbe Vorkommen wies Herr VOIGT für das Knoblauchöl nach. Die Frage, ob die genannten Scheiden als Leitungsbahnen der Schutzstoffe zu betrachten sind, wollen wir hier nicht untersuchen; eins ist aber sicher, daß die Ablagerung dieser Substanzen, welche auch hier häufig durch mechanische Schutzmittel in Gestalt von stark verdickten, harten Wänden vertreten sind, für die Pflanzen von der größten Wichtigkeit sein muß, denn selbst wenn Epidermis und Rindenparenchym der Zerstörung anheim gefallen sind, so finden doch kleinere, in das Innere der Organe eingedrungene Feinde noch einen weiteren Wall von Schutzwerken, welcher ihnen die Durchschneidung der für das Leben der Pflanze so wichtigen Leitbahnen — der Gefäßbündel — erschwert.

6. Frühzeitige Ausbildung der Schutzmittel.

Frühzeitige Ausbildung ist ein charakteristisches Merkmal der Schutzmittel, und zwar sowohl der mechanischen als der chemischen. Es ist eine längst bekannte, aber nicht hinreichend gewürdigte Thatsache, daß die Exkretbehälter wie Milchröhren, Harzgänge, Gerbstoffbehälter u. s. w. den anderen Geweben in ihrer Entwickelung voraneilen und oft schon in dichter Nähe der Vegetationspunkte mit ihren Exkreten vorhanden sind. Ich erinnere hier bloß an die ätherischen Öle, deren Nachweis besonders leicht ist, und welche sowohl in Drüsenhaaren (Primula sinensis) als in inneren Drüsen von Stengeln und Blättern (Acorus calamus) und oberflächlichen Drüsen von Wurzeln (Peperomia maculata) äußerst früh angelegt werden.

Für einige Alkaloïde haben ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU [1]) die frühzeitige Entstehung ebenfalls hervorgehoben. Die mikrochemische Untersuchung zeigte ihnen, daß die Gifte schon in den Vegetationspunkten der Stengel und der Wurzeln, wie auch in den Embryonen, vorhanden sind.

1) Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloides dans les plantes. Mémoire couronné de la soc. roy. des sciences médic. et natur. de Bruxelles 1887.

Bei den mechanischen Schutzmitteln giebt es eine Reihe von Ausnahmen von der hier aufgestellten Regel. In gar nicht seltenen Fällen sehen wir ein Glied, welches anfangs eine andere Funktion hatte, sich später zum Schutzorgan entwickeln [1]). So erhärten die Spindeln der Blätter mancher Steppen und Wüsten bewohnenden Astragalusarten erst allmählich und werden zu Dornen, unter deren Schutz die Blätter und Blüten späterer Jahrgänge ihr Leben fristen können.

Bei einer den Nordrand der algerischen Sahara bewohnenden Composite aus der Gattung Zollikoferia [2]) bilden die reich verzweigten, sparrigen Zweige vorjähriger Blütenstandaxen, deren Köpfchen abgefallen sind, ein dichtes, stechendes Gestrüpp, welches die Blätter und jungen Blütenstände vor dem Zahn der Wiederkäuer bewahrt. Ganz ähnlich verhält sich das ebendaselbst vorkommende Bupleurum spinosum L., dessen kugelrunde Büsche durch die allseitig abstehenden, stechenden, gebleichten Inflorescenzreste ein durchaus eigentümliches Aussehen bieten.

Auch wo ein solcher Funktionswechsel ausgeschlossen ist, kommt es vor, daß Schutzmittel ihre Ausbildung erst nach vollendetem Längenwachstum der Organe erreichen. Auch hier entwickelt sich das noch wehrlose Organ unter dem Schutz älterer Teile (Blattscheiden bei Gräsern und Cyperaceen, Scheide der Schachtelhalme).

Durch frühzeitige Entwickelung sind, wie vielleicht alle inneren Schutzmittel, namentlich auch die Rhaphiden ausgezeichnet, welche allein in dieser Beziehung noch etwas eingehender betrachtet werden sollen. In allen darauf hin untersuchten Wurzeln (Typha latifolia, Eichhornia speciosa, Vanda teres, Vitis heterophylla) gehen die Nadeln bis dicht an den Vegetationspunkt heran. Auch in jungen Axen und Blättern sind, wie schon oft hervorgehoben worden ist, die Rhaphiden sehr früh vorhanden.

1) Vergl. Kerner, Pflanzenleben, Bd. I.

2) Die Benennung dieser und der folgenden Pflanze verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Professor Ascherson. Die nicht blühende Zollikoferia war nicht mit Sicherheit zu bestimmen; sie gehört nach Professor Ascherson jedenfalls in die Sektion Acanthosonchus, steht der Z. spinosa Forsk. sehr nahe und könnte vielleicht die für El Kantara angegebene Z. multifida Cosson sein.

Schimper[1]) giebt an, daß dieselben bereits in jungen noch im Wachstum begriffenen Blättern fertig ausgebildet sind und nachher weder an Größe noch an Zahl zunehmen. Im Gegensatze hierzu fand er bei anderen Krystallformen des Kalkoxalats eine langsame und stätige, mit dem Alter fortschreitende Zunahme.

Dieser Unterschied zwischen den Rhaphiden und anderen Kalkoxalatkrystallen ist für uns von Wichtigkeit. Beiderlei Krystalle sind Nebenprodukte des Stoffwechsels. Während aber bei den sekundären Kalkoxalatkrystallen, wie Schimper in seinen schönen Untersuchungen gezeigt hat, ein Zusammenhang zwischen deren Bildung und den Ernährungsvorgängen besteht, so liegt die Sache anders für die zu den primären Kalkoxalatkrystallen gehörenden Raphiden. Schimper (S. 113) hebt ausdrücklich hervor, daß es ihm nicht gelungen ist, die Bedeutung der primären Kalkoxalatbildung — unter anderen der Rhaphiden — klar zu legen. „Dieselbe, sagt er, scheint sich einer experimentellen Behandlung, wenigstens bei dem gegenwärtigen Stande unserer Methoden, beinahe ganz zu entziehen.“ Nicht anders wird sich wohl die Sache verhalten für zahlreiche andere primäre Exkrete: ätherische Öle, Gerbstoffe, Bitterstoffe, Alkaloïde u. s. w. Die Pflanze bildet diese Stoffe nur, um ihre Existenz gegen äußere Angriffe zu sichern.

Nachdem in der frühzeitigen Ausbildung ein charakteristisches Merkmal der Schutzmittel erkannt worden ist, liegt der Gedanke nahe, in zweifelhaften Fällen aus diesem Umstand, wenn nicht einen Beweis, so doch eine Indikation für die Schutzfunktion gewisser Gebilde herleiten zu wollen. So wird z. B. die Deutung der vereinzelten spitzen Kalkoxalatkrystalle von Irisarten und von Pontederia crassipes und Eichhornia speciosa durch deren frühe Entstehung unterstützt. Für Iris hat Schimper (l. c. S. 83) die Angabe von Hilgers, nach welchem die großen Prismen (siehe oben S. 655) nach ihrer Ausbildung in jungen Blättern weder an Größe noch an Zahl zunehmen, bestätigt. Bei Eichhornia speciosa werden die in die Hohlräume des schwammigen Blattstiels und Stengels hineinragenden spitzen Krystalle ebenfalls schon in den noch jungen unentfalteten Organen aufgefunden. Ebenso

1) Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung, 1888.

wird die weiter oben ausgesprochene Ansicht, daß die chemischen Schutzmittel der Lebermoose (S. 605) höchst wahrscheinlich in den sogenannten Ölkörpern abgelagert sind, durch das von Pfeffer beobachtete frühzeitige Erscheinen derselben ganz wesentlich unterstützt.

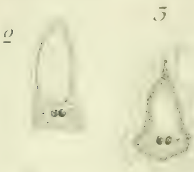
Die Stoffwechselprodukte, von welchen hier und im vorhergehenden die Rede gewesen ist, wird man wohl zweckmäßigerweise von den bei der Ernährung beteiligten Exkreten abtrennen. Man kann sie im Gegensatz zu diesen mit dem Namen Schutzexkrete bezeichnen, da sie bei den Ernährungsprozessen nur insofern in Betracht kommen, als zu ihrer Bildung Baustoffe notwendig sind. Zu den Schutzexkreten sind selbstverständlich nicht bloß die Schutzmittel gegen Tierfraß zu zählen, sondern auch zahlreiche andere Ausscheidungen, wie Wachs, Kautschuck u. s. w., welche verschiedene Funktionen im Haushalt der Pflanzen erfüllen, aber alle nur zum Zweck des Schutzes gebildet werden. Eine scharfe Grenze zwischen den Schutzexkreten und anderen Stoffen, welche bei den Ernährungsvorgängen beteiligt sind, wird sich allerdings, wie bei allen solchen Einteilungen, nicht durchführen lassen, da selbst Baustoffe bei gewissen Pflanzen zugleich als Schutzmittel wirksam sein können. Ich erwähne hier bloß das bekannte Beispiel der Dattelkerne, deren stark verdickte Endospermzellwände zugleich als Schutzorgane während der Samenruhe und Reservestoffe bei der Keimung angesehen werden. Gerbstoff ist in vielen Fällen ohne Zweifel bloß Schutzexkret. Ob er aber immer bloß ein solches ist, muß noch festgestellt werden. Aus dem vielfach beobachteten Wandern des Gerbstoffs innerhalb der Pflanzen kann noch nicht geschlossen werden, daß er als Baustoff weitere Verwendung findet, denn es ist recht gut denkbar, daß ein Schutzexkret als solches innerhalb der Pflanze fortbewegt werde, ohne wieder in den Ernährungsstoffwechsel einzutreten. Hier wie in ähnlichen Fällen eröffnet sich ein dankbares Gebiet für weitere Forschungen.

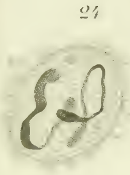
Das beschränkte Vorkommen vieler Schutzexkrete in gewissen Familien, der fast vollständige Mangel derselben bei Pflanzen, welche wie die Laubmoose, die Equiseten, vorwiegend oder ausschließlich mit mechanischen Schutzeinrichtungen versehen sind, ferner die auffallenden Thatsachen des Vikariierens von Schutzstoffen von

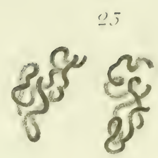
durchaus verschiedener chemischer Zusammensetzung bei Pflanzen desselben Verwandtschaftskreises — Rhaphiden bei Arum, ätherisches Öl bei Acorus — bekräftigen die vorher geäußerte Ansicht, daß, wenn nicht alle, so doch viele Schutzexkrete mit der eigentlichen Ernährung der Pflanzen nichts zu thun haben. Bei den Ernährungsprozessen der Pflanzen beteiligen sich eine verhältnismäßig geringe Zahl von Substanzen, von denen viele fast durch das ganze Pflanzenreich verbreitet sind. Unter den Vertretern der natürlichen Gruppen herrscht in dieser Beziehung mit wenigen Ausnahmen eine große Gleichmäßigkeit. Diese Thatsachen lassen auf weitgehende Übereinstimmung in den Vorgängen des Ernährungsstoffwechsels schließen. Ganz anders liegen die Sachen bei den Schutzexkreten. Wenn in manchen Fällen auch hier größere Übereinstimmung in der Verteilung derselben bei Pflanzen eines und desselben Verwandtschaftskreises herrscht, so tritt dieselbe doch sehr zurück gegenüber der außerordentlich großen Mannigfaltigkeit, welche oft innerhalb einer Familie, ja einer Gattung zu Tage tritt und häufig nicht geringer ist, als die Verschiedenheit der äußeren Gestaltung.

Auf verschiedenen Gebieten ist es der biologischen Forschung gelungen, vorher ungeahnte Zusammenhänge aufzudecken und unser Bedürfnis nach Erkenntnis des Zusammenhangs der Erscheinungen zu befriedigen. Schon lange ist man gewohnt, viele Erscheinungen der Gestaltung, sowohl der Vegetations- als der Fortpflanzungsorgane, aus den Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren zu begreifen, und niemand wird in unserem speziellen Fall daran zweifeln, daß die äußeren mechanischen Schutzmittel der Pflanzen im Kampfe dieser mit der Tierwelt erworben worden sind. Die große Mannigfaltigkeit der mechanischen Schutzmittel erscheint uns nicht mehr sinnlos, sondern ebenso begreiflich wie die Mannigfaltigkeit in den Bildungen der Blumen. So werden auch die großen Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Exkrete und mithin der Stoffwechselprozesse unserem Verständnis näher gerückt sein, wenn wir die Exkrete als Schutzmittel betrachten, welche im Kampf mit der Tierwelt erworben worden sind. Die die Pflanzen umgebende Tierwelt ist nicht bloß auf die Gestaltung, sondern auch auf den Chemismus der Pflanzen von tiefgreifendem Einfluß gewesen.

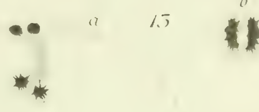
Inhaltsverzeichnis.



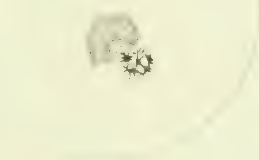


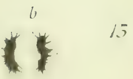


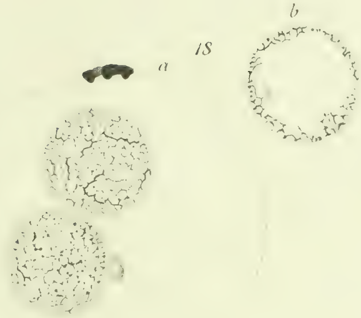


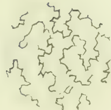


10



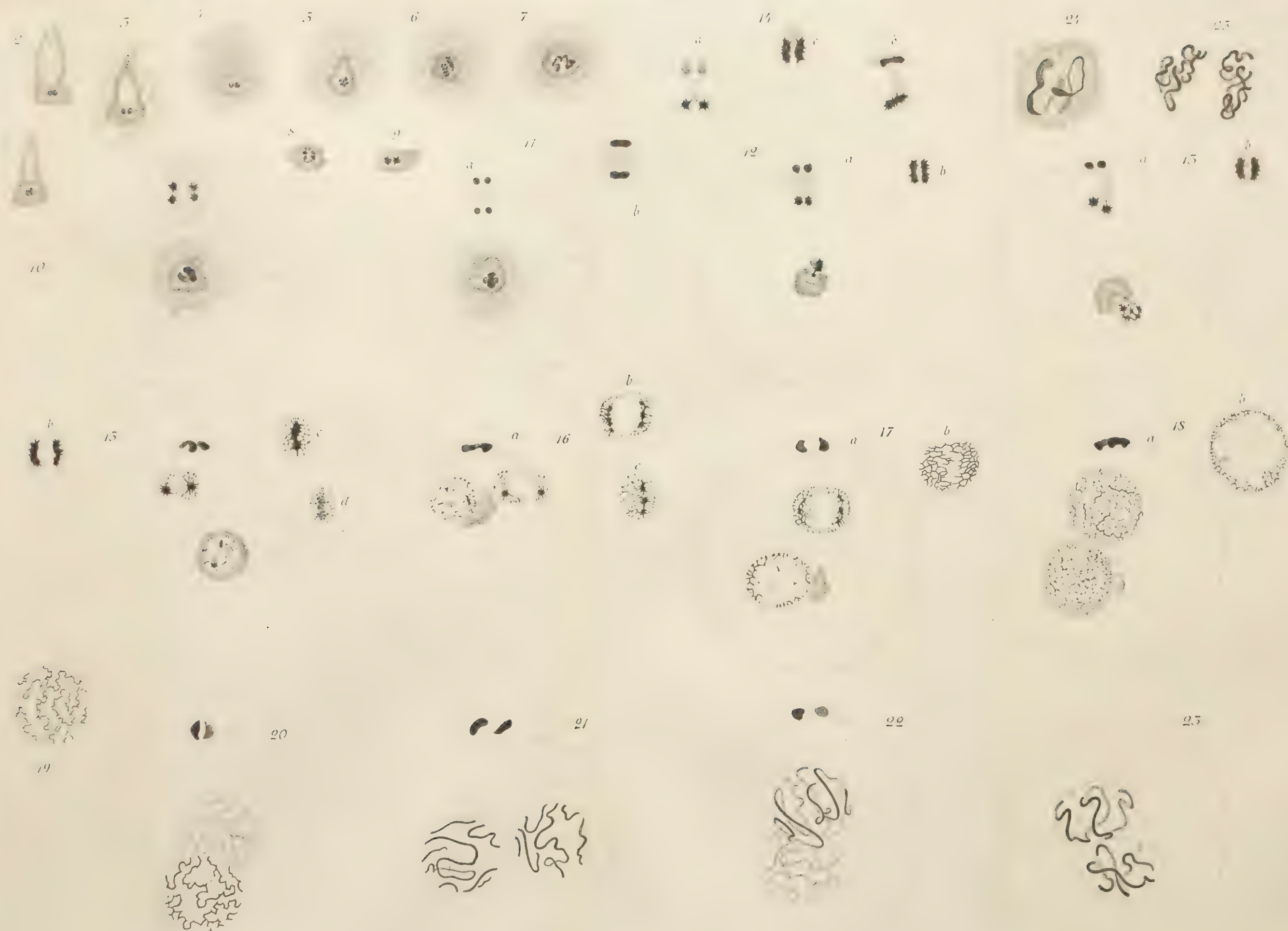






25



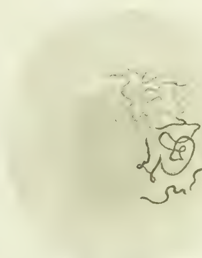


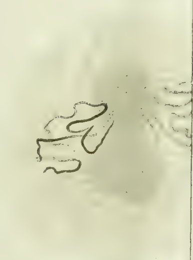
Gustav Fischer

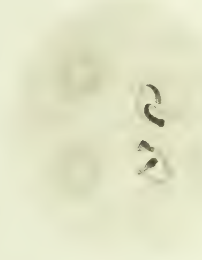

26.


b

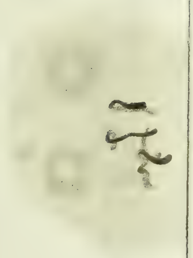

30.


34.


35


39


b


40.


44.
a







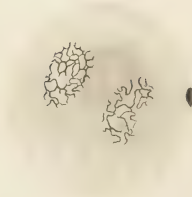








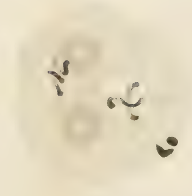




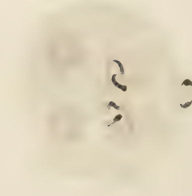








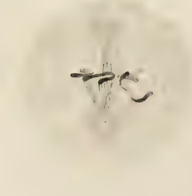










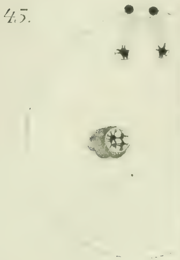






Gustav Fischer

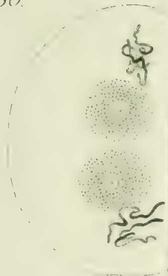
45.



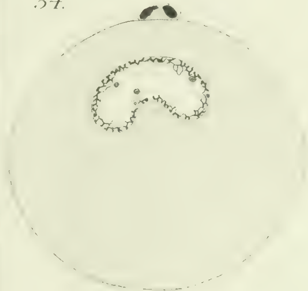
49.



50.



54.



55.



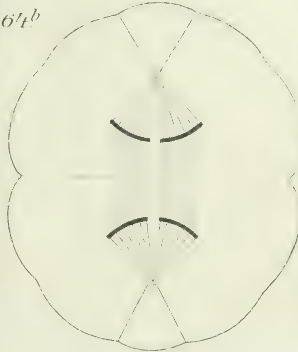
59.

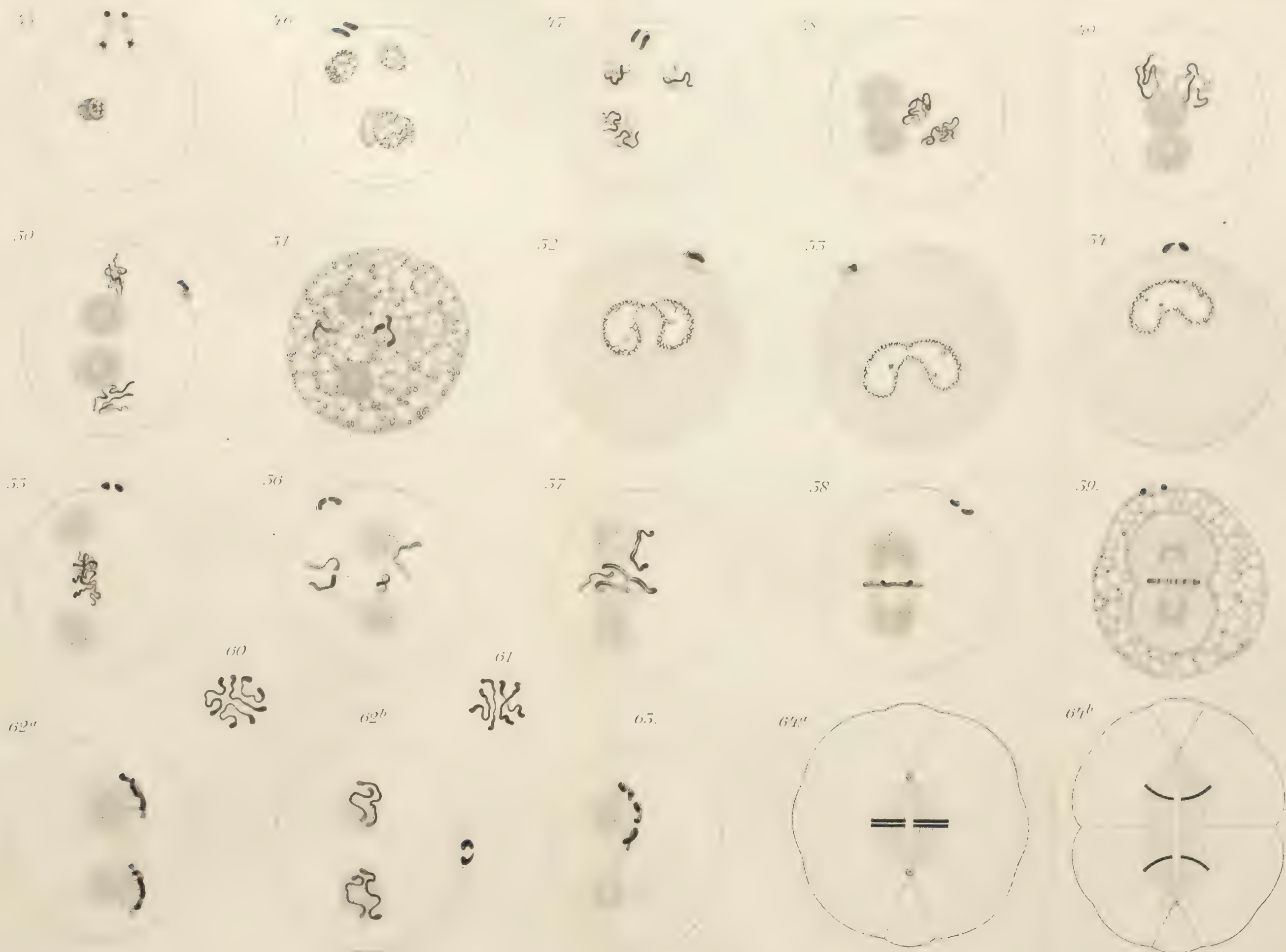


62.a

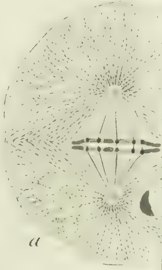


64.b

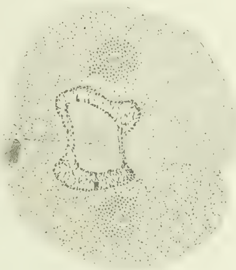


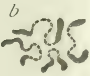

46
47
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59.
60
61
62a
62b
63.
64a
64b

65.



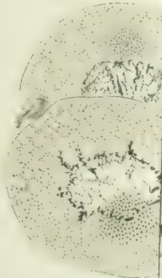
73.

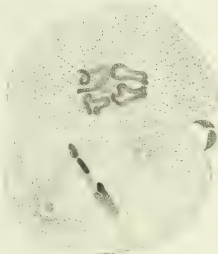




78.

74.

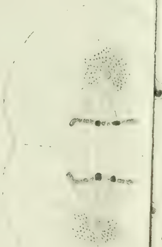




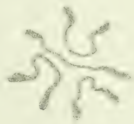
81.



79.



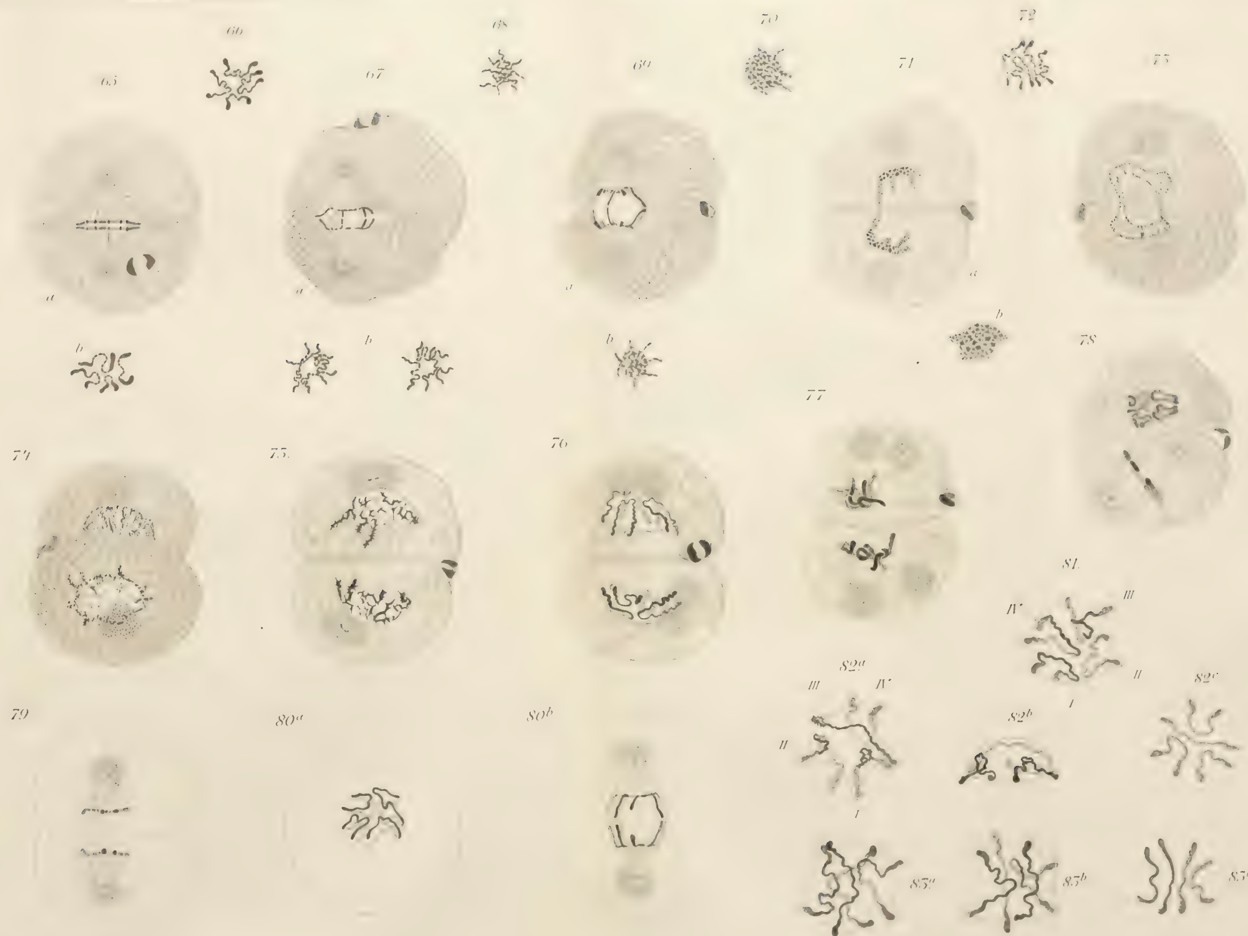
82c



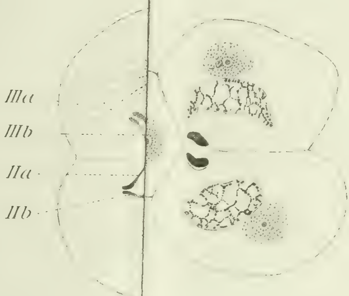
83b



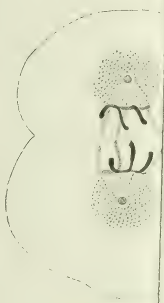
83c


65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80a
80b
81
82a
82b
82c
83a
83b
83c

86.



87.

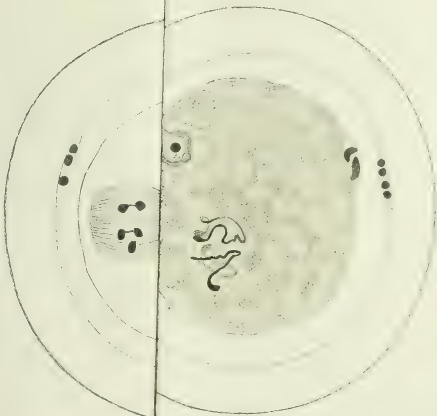


90.



94.

91.



84a

IIIa
IIIb
IIa
IIb
Ia
Ib



84

III
II
I



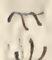
85



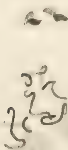
86



87



88



89a



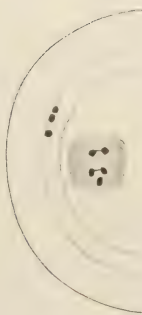
89b



90



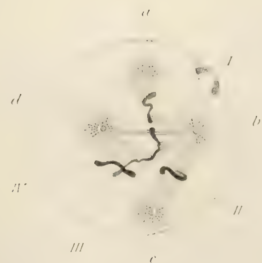
91



92



93



94



Zellen-Studien.

Von

Dr. Theodor Boveri.
Privatdozent an der Universität München.

Hierzu Tafel XIX—XXIII.

Bei der Aufmerksamkeit, welche das Ei von Ascaris megalocephala als ein zur Erforschung der Befruchtungs- und Teilungsvorgänge vorzüglich geeignetes Objekt in beständig wachsendem Maße auf sich zieht, darf wohl die Geschichte des im Folgenden behandelten Gegenstandes im großen und ganzen als bekannt vorausgesetzt werden; die einzelnen seit SCHNEIDER's Untersuchungen veröffentlichten Schriften sind am Ende dieses Heftes in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Hier möchte ich nur ein paar Worte über jenes Werk sagen, das wohl die ganze folgende Litteratur über das Ascaridenei hervorgerufen hat und durch dessen Lektüre auch ich auf dieses Objekt geführt worden bin, — die große Monographie E. VAN BENEDEN's.

Obgleich bereits ein Meister wie FLEMMING [1]) diesem Werke nachgerühmt hat, daß dasselbe in der Geschichte cellularer Forschung einen der ersten Plätze einzunehmen bestimmt sei, halte ich es nicht für unbescheiden, wenn ich als einer, der den Gegenstand in gleichem Umfang wie VAN BENEDEN studiert und, wie ich glaube behaupten zu dürfen, gründlich studiert hat, das Urteil FLEMMING's in vollstem Maße bestätige. Da im Laufe der Darstellung einer Untersuchung naturgemäß am meisten die Differenzpunkte zwischen den eigenen Resultaten und denen der Vorgänger ans Licht treten, so mögen die hervorragenden Verdienste, die sich VAN BENEDEN um die Erforschung des Ascarideneies im Speziellen, wie damit zugleich um die Förderung cellularer Probleme überhaupt erworben hat, hier an bevorzugter Stelle und im Zusammenhang kurz gewürdigt werden.

Neben einer äußerst sorgfältigen Analyse der Struktur des Protoplasmas und wichtigen Aufschlüssen über den Bau, nament-

---

1) Biologisches Centralblatt, Band V, 1885/86, p. 166.

lich aber über die Entstehung des ruhenden Kerns, ist es vor allem die Lehre von der Kernteilung, welche durch das Werk van Beneden's in der bedeutendsten Weise gefördert worden ist. Indem der belgische Forscher zum ersten Mal für tierische Zellen und unabhängig von der kurz vorher erschienenen, pflanzliche Zellen behandelnden Arbeit Heuser's [1]) auf das überzeugendste den Nachweis führte, daß von den beiden Tochterelementen, welche aus der von Flemming entdeckten Längsspaltung der Chromatinschleifen hervorgehen, jedes einer anderen der beiden Tochterzellen zu teil wird, war nach einer Richtung hin gewissermaßen der Schlußstein in das Gebäude unserer Erkenntnis des karyokinetischen Prozesses eingefügt; die Schicksale der chromatischen Substanz von der Vorbereitung eines Kerns zur Teilung bis zur Rekonstruktion der beiden Tochterkerne waren klar gestellt, und damit war nicht nur der Zweck der komplizierten Form- und Lageveränderungen der chromatischen Elemente bis zu einem gewissen Grade dem Verständnis erschlossen, sondern überdies eine sichere Grundlage für das Vererbungsproblem geschaffen, auf der in rascher Folge wesentlich übereinstimmende Theorien von verschiedener Seite aufgebaut werden konnten.

Aber noch in einer zweiten Richtung verdankt die Lehre von der karyokinetischen Teilung dem Buche van Beneden's eine sehr wichtige Bereicherung. Dadurch, daß van Beneden zu dem Resultat gelangte, die Spindelfasern seien nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ausgespannt, sondern beständen aus zwei Hälften, die sich jederseits an die zur Äquatorialplatte vereinigten chromatischen Elemente festheften, und indem er weiterhin die Bewegung der Tochterelemente auf eine Kontraktion dieser Fädchen zurückführte, hat er meines Erachtens den ersten richtigen Schritt zur Erklärung der Teilungsmechanik gethan, was um so mehr zu bewundern ist, als seine Präparate, nach den Zeichnungen (Pl. XIX.) zu urteilen, von den achromatischen Strukturen nur sehr wenig, jedenfalls viel weniger als manche schon früher veröffentlichte Abbildungen erkennen lassen, und somit die Vorstellungen, zu denen van Beneden gelangt ist, nur durch scharfsinnige Kombinationen erschlossen sein können. In diesem Mangel eines direkten Beweises für seine Angaben scheint mir der Grund zu liegen, warum dieselben von allen Autoren, welche nach ihm

---

1) E. Heuser, Über Zellkernteilung. Botanisches Centralblatt 1884, No. 1—5.

an der Erforschung der Teilungsmechanik gearbeitet haben, vollständig ignoriert werden konnten.

Bekannt sind die Ergebnisse, zu denen van Beneden durch das Studium des Ascarideneies in betreff der Eireifung und Befruchtung geführt worden ist. Wenn auch, wie ich im ersten Heft dieser Studien nachgewiesen zu haben glaube, seine Lehre von der Richtungskörperbildung samt ihren Konsequenzen als verfehlt zu bezeichnen ist, kann auf der anderen Seite gegen die in seinem Werke niedergelegten Angaben über die Befruchtungsvorgänge ein begründeter Zweifel nicht erhoben werden, vielmehr sind dieselben als dauernde Errungenschaften von hervorragendem Wert dem sicheren Schatz der Thatsachen einzureihen.

Neben den wertvollen Aufschlüssen, welche wir van Beneden über die Schicksale der einzelnen Bestandteile des Samenkörpers im Ei verdanken, ist es vor allem die Entdeckung, daß Ei- und Spermakern nicht als sog. ruhende Kerne miteinander verschmelzen, sondern daß erst in der Spindel die aus einem jeden hervorgehenden zwei Chromatinschleifen mit denen des anderen Kerns zusammenkommen, wodurch ein höchst bedeutsamer Fortschritt gegenüber den bis dahin ermittelten Thatsachen erreicht ward.

Muß es schon nach der Reihe von Bildern, die van Beneden in seinem Buche zur Illustration dieses Verhaltens gegeben hat, als in hohem Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß diese Bilder in einer von van Beneden's Darstellung abweichenden Weise erklärt werden könnten, so darf wohl nach den seither von Carnoy (6), von mir (10, 16) und Kultschitzky (22) gelieferten Bestätigungen und nach den Ausführungen, die sowohl von mir (16) als auch von van Beneden und Neyt (14) gegen die Angriffe von Zacharias (9) geltend gemacht worden sind, die Frage als dahin erledigt betrachtet werden, daß van Beneden von Anfang an vollkommen im Rechte war. Überdies werde ich demnächst zeigen, daß nicht nur bei Ascaris megalocephala und, wie Carnoy (6) nachgewiesen hat, bei einigen andern Nematoden von den chromatischen Elementen der ersten Furchungsspindel die eine Hälfte rein männlich, die andere rein weiblich ist, sondern daß dieser Satz auch für andere Würmer (Sagitta), sowie für Vertreter der Cölenteraten (Tiara), Echinodermen (Echinus), Mollusken (Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë) und Tunicaten (Cionia) Geltung hat und damit wohl den Wert eines allgemeinen Gesetzes beanspruchen darf.

Die Wichtigkeit dieses von van Beneden zuerst erkannten Verhaltens ist so vielfach erörtert worden, daß ich hier darüber hinweggehen kann und nur die eine, durch die Publikationen von O. Zacharias veranlaßte Bemerkung anfügen möchte, daß O. Hertwig, als er seine Befruchtungs- und Vererbungstheorie näher ausführte [1]), die Resultate van Beneden's nicht nur kannte, sondern auch anerkannte und sogar zur Begründung seiner theoretischen Betrachtungen verwertete.

Hat van Beneden sonach durch seine Untersuchungen unsere Einsicht in das Leben der Zelle um eine Reihe fundamentaler neuer Thatsachen bereichert, so sehe ich einen kaum geringeren Wert seines Werkes in der erstaunlichen geistigen Durchdringung des Stoffes, in der Art und Weise, wie van Beneden jedes scheinbar unbedeutende Detail beachtet, eines mit dem anderen kombiniert, wie er jede Beobachtung von allen Seiten beleuchtet und nach allen Richtungen verfolgt und wie er so einer jeden Erscheinung einen neuen Gedanken abzugewinnen weiß. Wie vieles hiervon auch durch spätere Untersuchungen anders gestaltet werden mag, das Buch enthält eine Fülle von neuen Fragen und Ideen, und ich gestehe gern, wie viel Anregung und Belehrung ich gerade aus diesen Eigenschaften desselben geschöpft habe.

Daß auch nach der so äußerst sorgfältigen Durchforschung, welche van Beneden dem Ei des Pferdespulwurms hat angedeihen lassen, weiteren Untersuchungen noch ein fruchtbares Feld offen steht, das hat uns der belgische Forscher neuerdings selbst bewiesen, indem er, gemeinsam mit A. Neyt (11, 14), sowohl über die Genese der achromatischen Teilungsfigur, als auch über die Konstitution der Blastomerenkerne die Ergebnisse seiner ersten Abhandlung sehr wesentlich erweiterte.

In der gleichen Richtung hatte gleichzeitig ich selbst (10, 15) die in dem großen Werke van Beneden's niedergelegten Resultate ergänzen können, und die in den beiden angeführten Mitteilungen kurz beschriebenen Befunde sollen nun im Folgenden ihre ausführ-

1) O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

liche Darstellung finden. Von den Hauptzielen, die ich dabei im Auge habe und zu deren Erreichung ich beitragen möchte, ist das eine die Erforschung der Konstitution des Kerns, die Geschichte der chromatischen Elemente.

Bekanntlich hat RABL[1]) durch seine mit bewunderungswürdiger Ausdauer und Beobachtungskraft angestellten Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache gerichtet, daß bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern daß diese neuen Mutterschleifen überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren.

Während nun RABL diese Entdeckung in der Weise verwertet, daß er jedem Kern einen auf die erkannte Anordnung gegründeten einachsigen Bau mit differenten Polen vindiziert, von dem aus er dann die Erscheinungen der Teilung als den denkbar einfachsten Modus erklärt, um die gleiche Konstitution auf die beiden Tochterkerne zu übertragen, halte ich, nach meinen Erfahrungen an anderen Kernen, das Fortbestehen einer bestimmten Fadengruppierung im ruhenden Kern an sich für etwas vollkommen Bedeutungsloses; ich betrachte dasselbe nicht als den Zweck, sondern nur als gleichgültige Folge der durch die Teilungsmechanik bedingten Anordnung der Tochterelemente und sehe die Bedeutung des RABL'schen Fundes vielmehr in der durch denselben, meines Erachtens, eröffneten Wahrscheinlichkeit, daß die chromatischen Elemente selbständige Individuen sind, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Diese Anschauung suche ich an dieser Stelle auf zweierlei Wegen zu erweisen: einmal in der von RABL vorgezeichneten Richtung durch die Vergleichung des entstehenden mit dem zur Teilung sich anschickenden Kern, zweitens durch die Verfolgung des Schicksals von chromatischen Elementen, welche infolge von Verschleppung oder sonst wie als überzählige einem Kern zu teil geworden sind.

Die Bedeutung, welche ein solcher Nachweis individualisierter Kernelemente haben müßte, scheint mir eine doppelte zu sein. Einerseits würde sich daraus eine gewisse Aussicht auf die Kon-

1) RABL, Über Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch, Band X, 1885.

stitution der Zelle überhaupt ergeben, die Idee, daß die Zelle selbst wiederum aus noch elementareren Organismen zusammengesetzt sein könne, die sich zu ihr verhalten, wie sie selbst zum Metazoënleib; auf der anderen Seite wäre mit jenem Nachweis ein Postulat unserer Vorstellungen über die Vererbung erfüllt und dadurch der Vererbungstheorie eine neue Stütze eingefügt. Wenn nämlich die chromatische Kernsubstanz der Vererbungsträger ist und demgemäß die Ähnlichkeit eines Kindes mit seinen beiden Eltern auf der Zusammenführung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz im Ei beruht, so muß die Thatsache, daß die auf solche Weise hergestellte Qualitätenkombination in allen Organen des Kindes zur Geltung kommt, besonders aber der Umstand, daß diese Kombination in den symmetrischen Teilen der beiden Körperhälften in ganz identischer Weise sich ausprägt, die Annahme fordern, daß in allen Zellen des Körpers das gleiche Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz besteht, das im Ei bestanden hat. Und diese Forderung, die man sich allerdings in verschiedener Weise erfüllt denken könnte, wäre sofort zur Thatsache erhoben, wenn es sich herausstellte, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer bestimmten Zahl selbständiger Elemente zusammengesetzt ist, von denen die eine Hälfte Nachkommen der väterlichen, die andere Hälfte Abkömmlinge der mütterlichen Kernelemente des befruchteten Eies sind.

Endlich aber würde der Nachweis der Individualität der Kernelemente auch eine neue Forderung in sich schließen. Denn die Thatsache, daß die beiden im Befruchtungsakt sich vereinigenden Geschlechtszellen halb so viel chromatische Segmente enthalten als das befruchtete Ei, aus dem sie sich ableiten, würde verlangen, daß in irgend einer Keimzellengeneration eine Reduktion der Zahl der Kernelemente auf die Hälfte zustandekomme.

Bekanntlich ist Weismann [1]) auf ganz anderer Grundlage zu einem ähnlichen Schluß geführt worden, und wenn ich mich auch seinen Anschauungen über den Zeitpunkt und die Art der Reduktion nicht anschließen kann, so gelange ich doch auch von meinem Standpunkte aus zu der von dem hochverdienten Forscher gezogenen bedeutsamen Konsequenz, daß durch die postulierte Reduktion bei einem und demselben Individuum eine (mit der Zahl der Kernelemente wachsende) Verschiedenheit der Geschlechts-

1) Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

zellen „in bezug auf die in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen“ hervorgebracht werden muß, eine Verschiedenheit, durch welche die bisher ganz rätselhafte Erscheinung, dass die Kinder gleicher Eltern einander niemals vollkommen ähnlich sind, in einfachster Weise einer Erklärung zugänglich würde.

Der zweite Punkt, den ich einer Klärung näher bringen möchte, ist die Mechanik der Kernteilung. Das Zusammentreffen einer Reihe der günstigsten Umstände im Ascaridenei: Kleinheit des Zellkörpers, Größe und geringe Zahl der chromatischen Elemente, die Sonderung dieser Körper in zwei oft weit von einanderentfernte Gruppen, die völlige Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der karyokinetischen Figur, endlich die Möglichkeit, die Polkörperchen der Spindel schon lange vor der Teilung nachzuweisen und dieselben von einer Zellengeneration auf die nächste zu verfolgen — alle diese Umstände machen das Ei von Ascaris megalocephala zu einem Untersuchungsobjekt, dem sich bis jetzt kein zweites an die Seite stellen kann, und rechtfertigen wohl den Versuch, den hier mit einer nirgends sonst erreichten Genauigkeit verfolgbaren Teilungsvorgang in seine einzelnen Faktoren zu zerlegen, aktive und passive Bewegung voneinander zu scheiden, die einzelnen Erscheinungen in die Beziehung von Ursache und Wirkung zu einander zu bringen und der Natur der thätigen Kräfte nachzuspüren.

Die Lösung dieser Aufgabe ist schon von verschiedenen Seiten in Angriff genommen worden. Abgesehen von allgemeinen Vorstellungen über die Kräfte, welche bei der Karyokinese wirksam sein könnten, und neben Versuchen, einzelne Phänomene des Prozesses zu erklären, besitzen wir bereits mehrere den ganzen Verlauf in seinen Einzelheiten umfassende Hypothesen, so von Carnoy [1]), Platner [2]) und Berthold [3]). Auf diese untereinander sehr verschiedenen Versuche einzugehen, verschiebe ich auf eine

1) Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, tom. I, f. 2, 1885.

2) G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, Heft 10, 1886.

3) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

andere Gelegenheit. Nur ein Grundunterschied zwischen den Anschauungen der genannten Forscher und denen, die ich mir gebildet habe, mag hier schon hervorgehoben werden. Jene Autoren sind der Meinung, die Erscheinungen der Karyokinese direkt auf das Ineinandergreifen chemischer und physikalischer Kräfte zurückführen zu können, und, wo sie es nicht können, da spricht sich wenigstens die Überzeugung aus, daß es sich doch nur um vielleicht sehr verwickelte chemische und physikalische Vorgänge handle.

Meiner Überzeugung nach ist die Zelle nicht jenes einfache Kompositum aus chemischen Körpern, das sie sein müßte, wenn eine solche, am schärfsten bei Berthold durchgeführte Erklärungsweise Berechtigung und Aussicht auf Erfolg haben sollte; vielmehr sind noch die letzten Bestandteile der Zelle, die wir als bestimmte Formelemente nachweisen können, abermals organisierte Gebilde, die als Ganzes in ihren Lebensäußerungen jeder Erklärung durch chemisch-physikalische Kräfte spotten. Wenn wir also auch bis zu einem gewissen Grad in die Mechanik der Teilungsphänomene eindringen können, ähnlich etwa, wie wir an einem vielzelligen Tier die Mechanik des Schwimmens oder Fliegens, oder der Atmung und des Blutkreislaufs zu ermitteln vermögen, so bleiben doch in der Zelle ebenso, wie in dem Zellenstaat gerade die wichtigsten Phänomene unserer Einsicht verschlossen. Um nur die einfachsten Erscheinungen namhaft zu machen, so ist die Teilung der chromatischen Kernelemente, sowie die Teilung der Spindelpolkörperchen einer direkten chemischen oder physikalischen Erklärung ebenso unzugänglich, wie die Teilung der Zelle selbst, und wenn es richtig ist, daß — wie ich zu zeigen suche — die Chromatinsegmente während der Teilung durch den Zug der sich an dieselben festheftenden, nach Art von Muskelfibrillen wirksamen Spindelfasern bewegt werden, so haben wir schon darin eine Thätigkeit vor uns, die diese bewegenden Zellorgane über die Natur chemischer Körper weit erhebt.

Ganz abgesehen von diesen Schranken, die nur durch bedeutend leistungsfähigere optische Hilfsmittel zwar wohl nicht beseitigt, aber vielleicht weiter zurückverlegt werden könnten, verkenne ich nicht, wie mangelhaft der von mir im folgenden unternommene Erklärungsversuch noch ist und wie sehr derselbe — selbst die Richtigkeit der ganzen Beweisführung vorausgesetzt — einer Verbesserung fähig sein wird. Noch weniger aber beanspruche ich, eine auch für alle anderen Zellen gültige Erklärung

gegeben zu haben. Zwar glaube ich, daß bei jeder Karyokinese die Verteilung der Hälften eines jeden Kernelements auf die beiden Tochterzellen als der Zweck, die ganze achromatische Figur aber als das Mittel, als der mechanische Apparat zu betrachten ist, um diesen Zweck zu erreichen; allein im Einzelnen dürften die die Kernteilung vermittelnden Einrichtungen doch verschiedener sein, als es die Übereinstimmung gewisser Bilder, so besonders die überall ziemlich gleichartige, charakteristische Figur der fertigen „Kernspindel" vermuten ließe. Wenn ich z. B. meine Erfahrungen an Ascaris megalocephala mit den Resultaten vergleiche, zu denen Flemming [1]) beim Studium der Spermatocyten von Salamandra gelangt ist: wenn wir in diesen Zellen die achromatische Spindel als einen von Anfang an einheitlichen, von den chromatischen Elementen unabhängigen Körper auftreten sehen, während dieselbe dort aus zwei völlig getrennten Organen sich aufbaut, die nur durch die Vermittelung der chromatischen Elemente zu einer Spindelfigur zusammentreten, und wenn wir weiterhin in jenem Fall die chromatischen Elemente nur an der Oberfläche des Spindelkörpers angeordnet finden, während sie bei Ascaris meg. zu einer die Spindel durchsetzenden Platte zusammengelagert sind, so müssen diese Unterschiede, neben denen sich noch manche andere anführen ließen, eine unmittelbare, auf alle Einzelheiten sich erstreckende Vergleichbarkeit beider Fälle ausschließen.

Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellenarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne.

Was endlich die Befruchtungserscheinungen betrifft, so beschränke ich mich in dieser Arbeit darauf, einfach die Veränderungen, die die einzelnen Bestandteile des Samenkörpers von dessen Eindringen ins Ei an erleiden, und die Beziehungen, in welche sie zu den verschiedenen Organen des Eies treten, zu schildern, ohne den üblichen Versuch zu machen, den Vollzug der Befruchtung an einen bestimmten Moment zu fixieren.

---

1) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Band XXIX.

Es hat sich mir im Laufe meiner Beschäftigung mit diesem Gegenstand die Überzeugung ergeben, daß, wenn wir in der Ergründung des Befruchtungsproblems weiterkommen wollen, vor allem aufs schärfste unterschieden werden muß zwischen Befruchtung und Vererbung, d. h. zwischen der Frage, wie sich Ei und Spermatozoon zu einer teilungsfähigen Zelle ergänzen, und jener, wie diese Zellen und ihre Nachkommen die Qualitäten beider Eltern zu reproduzieren imstande sind. Mögen auch, wie man angenommen hat, beide Erscheinungen an den gleichen Bestandteil der Zelle geknüpft sein, so erfordern doch die beiden Probleme eine ganz verschiedene Behandlung.

Die Vererbungsfrage scheint mir in ihrer gegenwärtigen Gestalt einer befriedigenden Lösung schon viel näher zu stehen als die der Befruchtung. Denn wenn auch die Art, wie die Struktur eines gewissen Organs des Zellkörpers der Zelle einen ganz bestimmten Charakter zu geben vermag, ein volles Rätsel ist, so findet doch unter der Annahme, daß das Chromatin der Vererbungsträger sei, nicht nur die Forderung gleicher Mengen von Vererbungssubstanz in den kopulierenden Geschlechtszellen durch die bisher ermittelten Thatsachen ihre Erfüllung, sondern es wird überdies durch die Erscheinungen der Karyokinese verständlich gemacht, wie die im befruchteten Ei hergestellte Kombination väterlicher und mütterlicher Qualitäten auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden kann; ja man kann sagen, daß die karyokinetische Teilung überhaupt nur unter dieser Voraussetzung einen Sinn bekommt. Damit werden wir uns einstweilen begnügen müssen, bis es vielleicht gelingt, auf experimentellem Wege auch dieser Frage eine festere Grundlage zu geben.

Anders verhält es sich mit dem Befruchtungsproblem. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir über die jetzt geltenden morphologischen Definitionen hinaus zu einer tieferen Einsicht gelangen können. Wenn wir den Begriff der Befruchtung in dem oben bezeichneten strengen Sinn nehmen, so läßt sich das Befruchtungsproblem in folgende Fassung bringen: Welches sind die Bedingungen der Kern- und Zellteilung; was fehlt hiervon dem Ei, was fehlt den Spermatozoon; wie ergänzen sich beide zu einer mit allen zur Teilung nötigen Organen und Qualitäten ausgerüsteten Zelle? In dieser einfachen Umschreibung scheint mir genau der Weg vorgezeichnet zu sein, auf welchem die Lösung der Befruchtungsfrage angestrebt werden muß, und daraus ergiebt sich

als erste und unerläßliche Aufgabe die sorgfältigste Analyse der Kern- und Zellteilung.

Zur Erreichung dieses Zieles wird vor allem das Experiment in Betracht kommen, d. h. das Studium der Teilung an Zellen, in denen entweder durch mechanische Entfernung einzelner Organe oder durch Lähmung gewisser Bestandteile infolge chemischer oder thermischer Beeinflussung die normalen Verhältnisse gestört sind. Die außerordentliche Bedeutung dieser Art der Forschung ist uns ja bereits aufs eindringlichste zur Anschauung gebracht worden in den Experimentaluntersuchungen der Brüder HERTWIG [1]), durch welche nicht nur die Methode einer derartigen Behandlungsweise festgestellt, sondern überdies eine Reihe der merkwürdigsten und folgenschwersten neuen Thatsachen ans Licht gebracht worden ist. Ich benütze diese Gelegenheit, um nicht nur Herrn Professor RICHARD HERTWIG für die aus persönlichem Verkehr geflossene vielfache Anregung zu danken, sondern auch den großen Einfluß hervorzuheben, den das angeführte Werk der genannten Forscher auf meine ganze Betrachtungsweise cellularer Probleme ausgeübt hat.

Selbstverständlich bleibt auch neben den Erfolgen der experimentellen Methode dem Studium des normalen Befruchtungs- und Teilungsvorgangs an möglichst günstigen Objekten seine Bedeutung gewahrt. Indem auf solchem Wege durch die gleichzeitigen Untersuchungen von mir und VAN BENEDEN und NEYT unsere Einsicht in den Aufbau der karyokinetischen Figur wesentlich vertieft worden ist, konnte ich auf dieser Grundlage bereits den Versuch machen (25), die Teilungsfähigkeit des befruchteten Eies auf die Vereinigung bestimmter Organe von Ei- und Samenzelle zurückzuführen, und damit eine physiologische Erklärung der Befruchtung geben, deren Berechtigung mir durch die Erfahrungen, die ich seitdem gemacht habe, noch sicherer geworden ist. Aber auch hier wird man die Möglichkeit nicht außer Acht lassen dürfen, daß die Qualitäten, welche in ihrer Vereinigung die Teilungsfähigkeit ausmachen, sowohl in den Zellen verschiedener Organismen verschiedene sein, als auch in verschiedener Weise auf Ei- und Samenzelle verteilt sein könnten, daß

1) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

also der überall gleiche, als „Befruchtung" bezeichnete Effekt in variabler Weise erreicht werden könnte.

Da ich die einzelnen im vorstehenden angedeuteten Probleme an anderer Stelle auf breiterer Grundlage zu behandeln gedenke, sehe ich in der vorliegenden Arbeit von Betrachtungen allgemeiner Natur ab und berücksichtige auch die Litteratur im ganzen nur insoweit, als sie das gleiche Objekt zum Gegenstand hat.

I. Methode der Untersuchung.

Es ist bekanntlich die Regel, daß die Eier, welche man bei Ascaris megalocephala in der Vagina findet, nicht weiter entwickelt sind als bis zu jenem Stadium, wo Ei- und Spermakern als kugelige Bläschen bald dicht nebeneinander, bald weiter voneinander entfernt im Protoplasma liegen; van Beneden konnte seine Präparate späterer Stadien (pag. 282) nur durch Benutzung des Umstandes erhalten, daß die Eier sich in verdünntem Alkohol noch längere Zeit fortentwickeln.

So allgemein man nun aber auch die Entwickelung der noch im mütterlichen Körper befindlichen Eier nicht weiter als bis zu dem genannten Zustand vorgeschritten findet, so giebt es doch auch Ausnahmen von dieser Regel. Ich habe, allerdings nur ein einziges Mal, in einigen sehr großen Würmern, die ich selbst dem Darm des vor meinen Augen geschlachteten Pferdes entnahm, Eier in verschiedenen Stadien der Furchung angetroffen. Die Tiere waren noch vollkommen lebendig und konnten durch Erwärmung zu den lebhaftesten Bewegungen veranlaßt werden. Indem ich nun solche Eier in der Weise, die ich im ersten Teil dieser Studien beschrieben habe, durch Hitze abtötete, war die größtmögliche Sicherheit geboten, daß die Präparate, wenigstens in ihrer gröberen Anordnung, vollkommen dem lebenden Zustand entsprachen.

Auf diese Weise erhielt ich genau die Bilder, welche van Beneden beschrieben hat, womit denn ein vielleicht noch möglicher Zweifel an der Zuverlässigkeit seiner Präparate ausgeschlossen und überhaupt bewiesen war, daß die Behandlung der Eier mit kalten Reagentien, selbst wenn diese erst nach längerer Einwirkung die Schale zu durchdringen vermögen, normale Bilder liefern kann. Ja es scheint mir, daß eine pathologische Weiterentwickelung in Eiern, welche das Stadium der bläschenförmigen Vorkerne überschritten haben, bei keiner Konservierungsweise vorkommt. Denn ich mochte diese Eier behandeln, wie ich wollte, ich habe überhaupt nur eine außerordentlich geringe Zahl abnormer Bilder erhalten, und diese sind alle von einer Art, daß sie wohl auf Ur-

sachen, die im Ei selbst liegen, zurückgeführt werden müssen. Dadurch wird aber eine besonders von mir früher ausgesprochene Vermutung, wonach die vielfachen pathologischen Figuren, die man in Präparaten von reifenden Eiern so häufig antrifft, als Folge einer zunächst nicht tötlichen Reagenswirkung zu erklären seien, im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht. Denn es wäre doch sonderbar, wenn eine solche Einwirkung das Ei nur bis zu einem bestimmten Entwickelungszustand, und zwar sehr häufig, und von da an überhaupt nicht mehr treffen sollte. Viel natürlicher scheint mir jetzt eine andere Erklärung zu sein, auf die Carnoy [1]) hingewiesen hat und die auch ich bereits im XXI. Bande dieser Zeitschrift (pag. 442) herangezogen habe, die nämlich, daß auf die reifenden, bei der Körpertemperatur des Wirtes sich entwickelnden Eier die Abkühlung, der dieselben vor der Fixierung oft lange Zeit hindurch ausgesetzt sind, pathologisch verändernd einwirkt, während für die sich furchenden Eier, die zu dieser Zeit den Körper des Wirtes in der Regel schon verlassen haben, niedere Temperatur keine Schädlichkeit ist.

Für das genauere Studium der Befruchtungs- und Teilungserscheinungen habe ich nun die Eier nach zwei verschiedenen Methoden fixiert: entweder ich brachte die Eiröhren in Alkohol von verschiedener Konzentration, dem 1 $^0/_0$ Essigsäure zugesetzt war, oder in Pikrin-Essigsäure genau in der gleichen Weise und mit der gleichen Weiterbehandlung, die ich im XXI. Bande dieser Zeitschrift (pag. 433) ausführlich beschrieben habe.

Beide Methoden haben ihre Vorzüge und ergänzen sich gegenseitig. Die mit Alkohol-Essigsäure behandelten Eier zeigen eine sehr gute Konservierung ihrer chromatischen Substanz, die in Boraxkarmin eine ganz vorzüglich distinkte Färbung annimmt; dagegen ist von den achromatischen Zellstrukturen nur sehr wenig zu erkennen. In dieser Hinsicht leistete mir umgekehrt die Konservierung in Pikrinessigsäure die besten Dienste, während sie die Kernstruktur, besonders im Zustand des Gerüstes, weniger gut erhält. Auf die großen Verschiedenheiten der Bilder, die sich bei dieser Fixierungsweise ergeben, werde ich im IV. Abschnitt zu sprechen kommen.

---

1) Carnoy, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Seitdem ich das letzte Mal einen lebenden Pferde-Spulwurm in der Hand gehabt habe, sind von verschiedenen Seiten (11, 19, 23) neue Konservierungsmethoden für die Eier dieser Tiere angegeben worden, unter denen besonders die Behandlung mit Eisessig oder Alkohol und Eisessig zu gleichen Teilen eine große Rolle spielt. Leider konnte ich mir wegen Mangels an Material ein auf eigene Erfahrung gegründetes Urteil über den Wert dieser Methoden nicht bilden. Daß sie mehr leisten sollten als diejenigen, welche ich benutzt habe, muß ich nach den Ergebnissen, welche mit denselben erreicht worden sind, bezweifeln.

II. Das Spermatozoon von seinem Eindringen ins Ei bis zur Ausstofsung des zweiten Richtungskörpers.

Die Kopulation der Geschlechtszellen, sowie die weiteren Schicksale des Spermatozoons im Ei hat VAN BENEDEN (3) mit solcher Ausführlichkeit behandelt, daß ich mich auf wenige, teils ergänzende, teils berichtigende Bemerkungen beschränken kann. VAN BENEDEN hat mit einer Fülle von Detail am Ei von Ascaris megalocephala eine spezifische Empfängnisstelle, eine Micropyle, beschrieben, dadurch bedingt, daß die Eimembran an dem einen Ende der Eiachse in einem gewissen, wahrscheinlich zirkulären Bereich unterbrochen ist, so daß das Protoplasma an dieser Stelle als „bouchon d'imprégnation“ nackt hervortritt; nur hier soll das Spermatozoon ins Ei eindringen können.

Von allen Beobachtern, die vor oder gleichzeitig mit VAN BENEDEN die Befruchtung der Ascariden-Eier studiert haben, hat keiner von einer solchen beschränkten Imprägnationsstelle etwas wahrgenommen, mit Ausnahme von MEISSNER, der eine Micropyle bei allen Nematodeneiern gesehen haben will. Allein seine Angaben sind mit Recht in Zweifel gezogen worden, und VAN BENEDEN selbst kommt mit allen übrigen Autoren, die dieser Frage näher getreten sind, zu dem Schluß: *die Micropyle MEISSNER's existiert nicht* (pag. 153).

Ob nun der von ihm selbst beschriebenen eine größere Realität zukommt, erscheint mir zum mindesten sehr zweifelhaft. Ich habe mich, so wenig wie ZACHARIAS (9), von dem Vorhandensein einer solchen spezifischen Empfängnisstelle am Ascaridenei überzeugen können und schließe mich, was diese Verhältnisse betrifft,

den Auseinandersetzungen des genannten Forschers vollkommen an. Ich habe kopulationsreife Eier von tadelloser Konservierung durch Verschiebung des durch ein starkes Haar gestützten Deckglases nach allen Richtungen gedreht und wohl von allen Seiten betrachtet, trotzdem aber nicht die geringste Spur einer polaren Differenzierung, wie VAN BENEDEN eine solche auf Tafel X zeichnet, auffinden können. Ein einziges Mal sah ich an einem Ei von mäßig gutem Erhaltungszustand eine Anordnung, die man vielleicht als „bouchon d'imprégnation" hätte bezeichnen können, wenn nicht das Spermatozoon im Begriff gewesen wäre, an einer davon weit entfernten Stelle einzudringen.

Freilich ist die Versicherung, ein von anderer Seite beschriebenes Verhalten nicht auffinden zu können, jenen positiven Angaben gegenüber von sehr geringem Wert, solange es nicht möglich ist, Thatsachen vorzulegen, die mit jenen Befunden oder wenigstens mit der Deutung, die dieselben erfahren haben, unvereinbar sind.

Solche Thatsachen aber lassen sich hier beibringen, sie bieten sich in jenen allerdings äußerst seltenen Fällen dar, wo mehrere Spermatozoën zur Kopulation mit einem Ei gelangen. Unter der Unzahl von Eiern, die mir bei meinen Untersuchungen zu Gesicht gekommen sind, habe ich nur zwei mit mehr als einem Spermatozoon gefunden, und zwar enthielten beide Eier deren zwei. In dem einen derselben war das Keimbläschen im Begriff, sich zur ersten Richtungsspindel umzubilden, die beiden Spermatozoën lagen noch ziemlich nahe an der Oberfläche und waren um etwa 90° voneinander entfernt. An dem andern Ei waren die beiden Samenkörper erst im Eindringen begriffen, sie ragten mit ihrem hinteren Abschnitt aus dem kugeligen Eikörper hervor und zwar an zwei einander nahezu entgegengesetzten Punkten der Oberfläche. VAN BENEDEN giebt an (p. 145), daß in jenen Fällen, wo zwei Spermatozoën im Ei angetroffen werden, dieselben einander dicht angeschmiegt seien, was für die Ansicht spräche, daß sie gleichzeitig am bouchon d'imprégnation eingedrungen seien. In der That ist wohl anzunehmen, daß in den von ihm beobachteten Fällen beide Spermatozoën an der nämlichen Stelle aufgenommen worden sind. Allein eine solche Annahme ist schon für das erste der von mir beobachteten Eier sehr unwahrscheinlich, für das zweite aber völlig ausgeschlossen. Dieser letztere Befund stellt es außer Zweifel, daß das Spermatozoon an verschiedener und somit wohl an jeder beliebigen Stelle seinen Weg in den Dotter finden kann.

Angesichts dieser teils negativen, teils positiven Ergebniss halte ich mich für berechtigt, die Micropyle van Beneden's für eine Struktur des Eies zu erklären, die mit der Kopulation der Geschlechtszellen gar nichts zu thun hat, wenn sie nicht überhaupt als ein, sei es durch mangelhafte Konservierung, sei es durch Quetschung veranlaßtes Kunstprodukt anzusprechen ist.

Damit aber muß zugleich die Erklärung aufgegeben werden, die nach der Anschauung van Beneden's für den normalen Kopulationsvorgang, nämlich das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, sich aufstellen ließ. Seine Vorstellungen über die Einrichtungen, welche die monosperme Befruchtung garantieren, sind ungefähr die folgenden: Ei und Spermatozoon sind in einem gewissen Bereich, jenes am bouchon d'imprégnation, dieses im ganzen Umfang des sog. Kopfabschnittes hüllenlos, im übrigen Teil von einer Membran bekleidet. Bei der Kopulation legen sich die membranlosen Stellen der beiden Zellen aneinander; ist der Kopfabschnitt bis zu einer gewissen Tiefe eingedrungen, so kommt der freie Rand der Eihaut mit dem freien Rand der Membran des Samenkörpers in Berührung, und beide Membranen verschmelzen nun zu einer einzigen, der „membrane ovospermatique" (p. 164). Das Ei ist also nur an beschränkter Stelle für die Spermatozoën zugänglich, aber auch hier nur für ein einziges. Denn das erste, welches diesen Weg findet, verschließt ihn zugleich für alle übrigen.

Für das Spermatozoon kann ich allerdings die Angabe van Beneden's, daß die Oberfläche desselben, entsprechend den beiden scharf unterschiedenen Abschnitten, dem Kopf- und Schwanzteil, in verschiedener Weise differenziert sei, bestätigen, wenn ich auch das Vorhandensein einer isolierbaren Membran an dem kegelförmigen Schwanzabschnitt nicht habe feststellen können.

Allein diese Eigentümlichkeit des Samenkörpers kann als Mittel zur Erreichung der monospermen Befruchtung nur unter der Voraussetzung gelten, daß auch am Ei eine entsprechende Differenzierung besteht; sie wird in dieser Hinsicht völlig gleichgültig, sobald es feststeht, daß die Kopulation nicht an eine beschränkte Stelle der Eioberfläche gebunden ist.

Wir müssen, wie ich glaube, für die Ascarideneier gerade so wie für viele andere Eier zu der Annahme greifen, daß das Ei infolge der Kopulation mit dem ersten Spermatozoon eine eigentümliche Veränderung erleidet, die sich fast momentan über die ganze Oberfläche verbreitet und alle übrigen Spermatozoën am

Eindringen hindert. Nur wenn das Ei krank oder durch äußere Einwirkungen vorübergehend in seinen Lebensfunktionen gestört ist, verliert es diese Fähigkeit: es tritt Polyspermie ein. Solche Eier mit 6, 8 und 10 Spermatozoën in den verschiedensten Stadien des Eindringens hat Zacharias (9) beobachtet; er bemerkt (p. 143), daß dieselben im Gerüstwerk ihrer Zellsubstanz, in der Struktur der Dotterhaut und in der Anordnung der Chromatinstäbchen der ersten Richtungsfigur Störungen erkennen lassen. „Es sind also jedenfalls kranke oder abortive Eier gewesen."

Fraglich dagegen dürfte es sein, ob man auch die von mir beobachteten Eier, welche zwei Spermatozoën enthalten, einfach mit der Bezeichnung „pathologisch" abthun darf. Sichtbare Kennzeichen einer krankhaften Beschaffenheit irgend welcher Bestandteile der Kern- oder Zellsubstanz sind an diesen Eiern durchaus nicht nachzuweisen. Auch ist das eine, welches noch keine merkbare Verdickung der Dotterhaut zeigt, rings von einer großen Anzahl von Spermatozoën bedeckt, von denen doch wohl eines oder das andere hätte zur Kopulation gelangen müssen, wenn dies nicht durch einen Widerstand des Eies verhindert worden wäre. Ich glaube demnach, wir müssen uns für diese Fälle nach einer anderen Erklärung umsehen, und bei einem solchen Versuch werden wir durch ein Verhalten, welches besonders an dem einen der beiden Eier sehr deutlich ausgeprägt ist, sogleich in eine bestimmte Richtung gedrängt. Ich habe oben berichtet, daß an dem einen dieser Eier die beiden Spermatozoën bereits völlig ins Innere eingedrungen sind; sie liegen jedoch der Oberfläche noch ziemlich nahe und sind beide ungefähr gleich weit von derselben entfernt. An dem anderen Ei, aus dessen Oberfläche die beiden Samenkörper mit ihrem Schwanzabschnitte noch hervorragen, während nur der Kopfteil eingedrungen ist, tritt diese zeitliche Übereinstimmung in den Beziehungen derselben zum Ei noch viel deutlicher hervor. Sie legt gewiß den Schluß sehr nahe, daß in diesen Fällen die beiden Spermatozoën auch gleichzeitig zur Kopulation, d. h. in jene intime Beziehung zum Ei gelangt sind, welche sich an den Samenkörpern der Ascariden so charakteristisch durch die Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, äußert, eine Eigentümlichkeit, welche bereits hervortritt, wenn das begünstigte Spermatozoon noch nicht den geringsten Schritt ins Innere gemacht hat.

Nimmt man mit Zacharias (9) an, daß das Spermatozoon die schon vor der Besamung vorhandene Membran des Eies in beschränktem Bereich auflösen müsse, um eindringen zu können, so

könnte man sich das Eindringen von 2 Spermatozoën dadurch bedingt denken, daß dieselben mit dieser Vorarbeit genau zur gleichen Zeit fertig werden, so daß jene abweisende Kraft, welche das Ei im Moment der Verbindung mit dem männlichen Element erwirbt, — mag sie nun bestehen, worin sie will — in diesem Fall das Eindringen von zwei Samenkörpern nicht mehr verhindern kann. Da ein solcher Fall von völliger Gleichzeitigkeit sehr selten vorkommen wird, so wäre damit das normale Verhalten, das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, zur Genüge erklärt.

Wie ein Ei, das mehr als ein Spermatozoon aufgenommen hat, sich weiterhin verhält, — ob beide Spermakerne sich mit dem Eikern verbinden und wie in diesem Falle die Furchung verläuft, oder ob nur der eine sich mit dem Eikern vereinigt, und welche Schicksale nun der andere erfährt, ob er sich selbständig weiterentwickelt oder ob er zu Grunde geht — für diese interessanten Fragen kann ich bis jetzt leider keine Beobachtungen anführen.

Während das Keimbläschen, welches im nicht kopulierten Ei eine annähernd zentrale Lage einnimmt, nach der Besamung unter allmählicher Umbildung zur ersten Richtungsspindel an die Oberfläche emporsteigt, dringt das Spermatozoon immer tiefer ins Innere vor, bis es nun seinerseits den Mittelpunkt des Eies erreicht hat, wo es bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers verweilt. Die Veränderungen, die es während dieser Periode in seiner Form und Protoplasmastruktur erleidet, hat van Beneden so vorzüglich beschrieben, daß ich seiner Schilderung nichts hinzuzufügen wüßte. Auch bin ich, gleich ihm, zu der Überzeugung gelangt, daß diese Umbildungen im Sinne einer langsamen Entartung und Auflösung aufzufassen sind. Dagegen kann ich seinen Anschauungen über das Verhalten des Spermakerns während der Richtungskörperbildung nicht zustimmen. van Beneden betont an verschiedenen Stellen seines Werkes, daß der Kern des Spermatozoons in dieser Zeit kaum irgend welche Veränderungen erleide (p. 245), daß er zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers die nämlichen Charaktere aufweise wie in den nicht kopulierten Spermatozoën, und daß die Mannigfaltigkeit, die man in seinem Aussehen beobachten könne, die Grenze der Variationen, welche freie Spermatozoën darböten, nicht überschreite (p. 274). Gegen diese Behauptungen sprechen nicht allein die Angaben aller übrigen Autoren (Nussbaum, Carnoy, Zacharias), sondern auch

die Beschreibung van Beneden's selbst steht damit in Widerspruch. Der Kern des Spermatozoons, wie dieses in das Ei eindringt, ist eine homogene, stark lichtbrechende, intensiv färbbare Kugel; auf die Variationen in der Größe derselben und einige andere Abweichungen werde ich unten zu sprechen kommen. Je länger das Spermatozoon im Ei gelegen hat, je weiter also die Reifung vorgeschritten ist, um so mehr entfernt sich der Kern in Größe, Form und Struktur von diesem Zustand. Die Modifikationen, die er erleidet, sind von zweierlei Art. Erstens finden wir die ursprünglich wenigstens scheinbar einheitliche Chromatinmasse häufig in zwei gleiche Portionen zerfallen, die bald dicht aneinander liegen, bald durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum voneinander entfernt sind, und zweitens erfährt jedes dieser Teilstücke unter allmählicher Größenzunahme und mannigfachem Wechsel der Form eine beträchtliche Veränderung seiner Struktur derart, daß die Vergrößerung offenbar auf dem Aufquellen einer achromatischen Grundlage besteht, in welcher nun das vorher konzentrierte Chromatin sich ausbreitet, wobei entweder das ganze Körperchen gleichmäßig an der Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, verliert, oder in einer wenig chromatischen Grundsubstanz größere und kleinere stark färbbare Körner sichtbar werden. Diese beiden Momente müssen scharf auseinandergehalten werden. Je nachdem das eine oder das andere sich früher und stärker ausprägt, und je nach der Lagerung des Eies zum Auge des Beobachters, zeigt der Spermakern ein wechselndes Aussehen. Nicht selten findet man in Eiern, die in der Bildung des ersten Richtungskörpers begriffen sind, den Kern des Spermatozoons einfach in zwei Halbkugeln zerfallen, die meist mit ihren Grundflächen einander fast bis zur Berührung genähert sind und noch ebenso homogen erscheinen, wie vorher der einheitliche Kern (Fig. 3, Taf. XIX). In anderen Eiern ist die Zweiteilung auf diesem Stadium noch gar nicht zu erkennen; dagegen kann schon jene Differenzierung in achromatische Grundsubstanz und chromatische Körner sehr deutlich ausgeprägt sein (Fig. 5). Man könnte leicht zu der Annahme verleitet werden, die homogene Kugel sei, wie dort in zwei, so hier in eine größere Zahl isolierter Stücke zerfallen. Allein viele andere Fälle, besonders aus weiter entwickelten Eiern, belehren uns ganz klar (Fig. 6), daß diese zahlreichen Kügelchen nur Unterabteilungen jener zwei primären Portionen sind, die wir, wie sich später zeigen wird, als chromatische Elemente in jenem beschränkten Sinn, den ich im XXI. Bande dieser Zeitschrift definiert habe, bezeichnen müssen.

Es ist kein Zweifel, daß auch van Beneden solche oder ähnliche Bilder vor sich gehabt hat. Auf S. 246 heißt es: „. . d'autres fois le noyau paraît bosselé à sa surface, ou bien encore il ressemble à une petite rosace; souvent l'on voit de sa surface partir des filaments d'épaisseur variable, dont la direction est d'ordinaire radiaire. J'ai trouvé des noyaux fragmentés. Dans un noyau exceptionellement volumineux j'ai observé des granules plus vivement colorés, reliés entre eux par une substance plus claire . ."

Allein diese Veränderungen betrachtet van Beneden als ganz unwesentliche; „sie stehen", wie er auf Seite 273 hervorhebt, „in keiner Beziehung zu dem Grad der Reife des Eies." Nun ist es allerdings richtig, daß Eier, welche in der Bildung der Richtungskörper auf dem gleichen Stadium stehen, sehr wechselnde Bilder des Spermakerns darbieten. Einerseits ist diese Variabilität dadurch bedingt, daß die Umbildungen des Kerns in der That nicht genau Schritt halten mit den Reifevorgängen des Eies, andererseits und zwar in höherem Grade jedoch durch den Wechsel in der Form der beiden aus der homogenen Kugel hervorgegangenen Teilstücke und die verschiedene Lagerung derselben sowohl zu einander als auch gegen den Beobachter. Im allgemeinen läßt sich mit voller Sicherheit parallel mit dem Ablauf der Reifung des Eies, also im (direkten) Verhältnis zur Zeit, die seit dem Eindringen des Spermatozoons verflossen ist, ein kontinuierliches Fortschreiten in der Umwandlung des Spermakerns konstatieren. In Eiern, welche im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper zu bilden, zeigt er sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle als aus zwei mehr oder weniger distinkten Portionen bestehend, die in ihrer Größe und der Reaktion gegen Farbstoffe mit den zwei weiblichen Elementen, welche den Eikern bilden sollen, übereinstimmen, in ihrer Form aber mannigfach wechseln. Bald erscheinen sie als lange dünne Stäbchen, gestreckt oder gekrümmt, glattrandig oder aus abwechselnd dickeren und dünneren Abschnitten zusammengesetzt (Fig. 6, 7, 8), bald besitzen sie die Form von höckerigen Klümpchen ohne jede Regelmäßigkeit. Diese Mannigfaltigkeit, vereint mit einer verschiedenen Gestalt der beiden zusammengehörigen Elemente und einer bedeutenden Variabilität der gegenseitigen Lagerung, verursacht die sehr wechselnden Bilder, welche der Spermakern gewährt und die bei oberflächlicher Betrachtung jeder Gesetzmäßigkeit zu entbehren scheinen. Hierin mag zum Teil der Grund liegen, daß van Beneden die Ver-

änderungen des Spermakerns während der Eireifung als fast verschwindend und ganz unwesentlich bezeichnen konnte; mehr jedoch scheint zu dieser Anschauung seine Meinung beigetragen zu haben, daß der Spermakern erst aktiv werden könne, nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt ist, indem er ja in der That meistens, mit dem Eikern genau Schritt haltend, in den Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst übergeht. Allein wie wäre dieser Parallelismus in der Ausbildung der Geschlechtskerne möglich, wenn zur Zeit, wo aus den beiden dem Ei verbleibenden Tochterstäbchen der zweiten Richtungsspindel der Eikern hervorgeht, die Elemente des Spermatozoons nicht auf den gleichen Zustand gebracht wären, den die weiblichen Elemente in diesem Moment besitzen? In einem solchen Sinne müssen, wie ich glaube, die Umwandlungen des Spermakerns während der Eireifung beurteilt werden; sie sind nicht gleichgültig, wie van Beneden meint, sondern sie stellen die ersten Schritte dar zur Bildung eines typischen bläschenförmigen Kerns, indem sie die im Spermatozoon gewissermaßen kondensierten chromatischen Elemente in jenen gewöhnlichen Zustand überführen, den wir in den Mitosen beobachten und der hier direkt zur Bildung des chromatischen Gerüstes führt. In der That finden sich ja nicht selten nahezu reife Eier, in denen der Spermakern aus zwei Stäbchen besteht, die in Größe, Form und Färbbarkeit mit jenen, welche den Eikern zu liefern bestimmt sind, völlig übereinstimmen (Fig. 9 und 10).

Ich halte es übrigens, wenn auch für wahrscheinlich, so doch durchaus nicht für erwiesen, daß im Ascariden-Ei die Ausbildung des bläschenförmigen Spermakerns an die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers geknüpft ist, wie van Beneden dies annimmt. Es wäre ebenso gut denkbar, daß die Erreichung dieses Zustandes einfach von der Zeit abhängt, während welcher das Spermatozoon im Eiprotoplasma verweilt. Wir sehen den Kern von seinem Eintritt in das Ei kontinuierlich sich verändern, und die Veränderungen nach erreichter Reife vollziehen sich in derselben Richtung, wie die Umwandlungen bis zu diesem Punkt. Daß nach der Ablösung des zweiten Richtungskörpers die Umbildung ein rascheres Tempo anzunehmen scheint und mehr in die Augen fällt als vorher, das könnte ebensowohl in den inneren Entwicklungsverhältnissen des Spermakerns selbst, in der Zeit, die er für die einzelnen Phasen seiner Ausbildung nötig hat, begründet sein, als darin, daß mit dem zweiten Richtungskörper ein Hindernis weggeräumt wird, welches seiner völligen Entwicklung im Wege steht. Für

eine solche Ansicht, welche nur die Zeit des Aufenthalts im Ei ohne Rücksicht auf dessen Veränderungen als Entwicklungsbedingung betrachtet, läßt sich der Umstand geltend machen, daß der Spermakern in seiner Umbildung nicht immer genau mit dem Eikern Schritt hält, sondern diesem nicht unbeträchtlich vorauseilen kann. Solche Fälle sind in verschiedenen Stadien in den Fig. 7, 8, 9, 10 und 11 wiedergegeben, auch die CARNOY'sche Fig. 87 (Taf. IV) läßt dieses Verhalten erkennen. Aus diesen Figuren erhellt, daß der Spermakern schon vor völliger Erreichung der Eireife in den bläschenförmigen Zustand übergehen kann, zugleich aber, daß es nicht ein ganz bestimmter Punkt ist, an welchem er in seiner Entwicklung Halt machen und die Entfernung des zweiten Richtungskörpers abwarten muß. Ob in einem Fall, in welchem die Eireifung aus irgend einem Grund eine längere Zeit als gewöhnlich in Anspruch nähme, der Spermakern sich noch weiter dem fertigen Zustand nähern könne, muß vorderhand unentschieden bleiben und wird sich an den Ascariden-Eiern überhaupt nicht feststellen lassen; diese Frage muß an Eiern untersucht wurden, welche einer experimentellen Behandlung zugänglich sind, ohne daß man jedoch von diesen ohne weiteres auf andere schließen dürfte. Nach den Resultaten, welche die Brüder HERTWIG [1]) neuerdings an den Eiern von Strongylocentrotus lividus gewonnen haben (pag. 80), ist es für diese Eier allerdings sicher, daß zwischen dem Grad der Eireife und der Entwicklungsfähigkeit des Spermakerns eine Korrelation besteht. „In Eiern, welche das Keimbläschen noch besitzen, findet man die Köpfe der Spermatozoën noch nach Stunden unverändert vor, nicht einmal üben sie auf das umgebende Protoplasma einen eine Strahlung erregenden Reiz aus. In Eiern, welche im Begriff stehen, den ersten Richtungskörper zu bilden, sind die Köpfe nach langem Aufenthalt zwar selbst unverändert, haben aber doch Einfluß auf das Protoplasma schon gewonnen. Ein Stoffaustausch zwischen Eiprotoplasma und Spermakernen wird erst bemerkbar, wenn der erste Richtungskörper gebildet worden ist; die Spermakerne wandeln sich zu Bläschen mit farblosem Reticulum und wenigen chromatischen Körnchen um."

---

1) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Geht aber aus diesen Befunden auch hervor, daß der Spermakern in seiner Thätigkeit von der Eireife abhängig ist, so scheint sich dieser hemmende Einfluß merkwürdigerweise doch nur bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers zu erstrecken, da die Spermakerne bei hinreichend langem Aufenthalt im Ei schon vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers in ruhende Kerne übergehen, sich also weiter entwickeln können, als dies normalerweise im reifen Ei geschieht. Spräche demnach diese Thatsache, falls man von den Eiern des Strongylocentrotus liv. auf die der Ascariden einen Schluß ziehen dürfte, für die Annahme, daß hier die Umbildung des Spermakerns zu einem Bläschen mit chromatischem Gerüst nur zufällig mit der Entstehung des Eikerns zusammentreffe, so ist andererseits diese Koinzidenz doch auffallend genug, um es wahrscheinlicher zu machen, daß mit den sichtbaren Vorgängen der Eireifung innere Umwandlungen einhergehen, an welche der Spermakern in seiner Entwicklung gebunden ist, ohne daß jedoch diese Veränderungen des Eies, wie die geringen Variationen im Habitus des Spermakerns gleichalteriger Eier beweisen, mit voller Strenge an bestimmte, durch die Richtungsfiguren markierte Etappen geknüpft wären. Jedenfalls wäre es von großem Interesse, möglichst viele Eier verschiedener Tiere mit Rücksicht auf diese Frage zu untersuchen.

Während van Beneden es unentschieden läßt, ob die chromatische Substanz des Spermatozoons im Beginn der Umbildung zum bläschenförmigen Kern sich stets aus zwei Portionen zusammensetzt (pag. 306), scheint Zacharias (9) diese Eigentümlichkeit, auf der ja seine Lehre von der Doppelbefruchtung beruht, stets sicher konstatiert zu haben und zeichnet in vielen seiner Figuren zwei so deutlich isolierte Stäbchen oder Kugeln, wie ich sie selten gefunden habe. Auch in einzelnen Figuren Carnoy's (4), namentlich in Fig. 85 und 94 (Tafel IV) ist die Zusammensetzung des Spermakerns aus zwei isolierten Stäbchen aufs klarste zu erkennen. Ich muß gestehen, daß es mir an Eiern, die im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper auszustoßen, häufig, gleich van Beneden, nicht möglich ist, zwei deutlich voneinander zu unterscheidende Chromatinelemente im Spermakern nachzuweisen. In manchen dieser Fälle gelingt der Nachweis durch Rotieren des Eies, in anderen läßt auch dieses Mittel im Stich. Nichtsdesto-

weniger bin ich der Überzeugung, daß stets zwei selbständige Elemente vorhanden sind, und daß nur die dichte Aneinanderlagerung und unregelmäßige Form derselben in gewissen Fällen ihre Erkennung unmöglich macht. In Eiern, die auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel stehen und in denen die Elemente des Spermakerns noch konzentrierter sind, erhält man nach meinen Erfahrungen meist viel klarere Bilder von dieser Zweiheit des Kerns als später (Fig. 3 und 4); ja selbst in einer großen Anzahl nicht kopulierter Spermatozoën (dieselben waren mit absolutem Alkohol, der 1 % Eisessig enthielt, gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt) habe ich die Zusammensetzung der homogenen Chromatinkugel aus zwei Halbkugeln mit vollster Sicherheit feststellen können. Bei richtiger Lage sieht man den Kreis, als welchen sich der Kern im optischen Schnitt repräsentiert, in der Richtung eines Durchmessers, und zwar meistens desjenigen, der mit der Achse des Spermatozoons zusammenfällt, von einer ganz scharfen Linie durchzogen, und nicht selten entspricht dieser inneren Scheidewand an der Oberfläche der Kugel eine seichte zirkuläre Rinne, so daß der Kern einem Froschei mit der ersten Furche gleicht (Fig. 1). Ja, es kam mir sogar ein Spermatozoon zur Beobachtung, in welchem statt einer einzigen Kugel deren zwei etwa halb so große vorhanden waren, die sich an einer beschränkten Stelle berührten und hier etwas gegeneinander abgeplattet waren (Fig. 2).

Ist es demnach, wenn nicht sicher, so doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß der Kern des Spermatozoons in allen Stadien seines Bestehens aus zwei chromatischen Elementen zusammengesetzt ist, so gilt dies doch nur für die Samenkörperchen jener Männchen, deren Weibcheu Eier mit zwei chromatischen Elementen erzeugen, welche Eier ich im XXI. Bande dieser Zeitschrift unter der Bezeichnung Typus Carnoy besprochen habe. Jenen Weibchen dagegen, deren Eier nur ein chromatisches Element besitzen (Typus van Beneden), entsprechen Männchen, bei denen auch das Spermatozoon nur ein einziges Element enthält. Diese letzteren Spermatozoën unterscheiden sich von jenen anderen durch ihre etwas geringere Größe, besonders aber durch das viel geringere Volumen ihres Kerns, der im Ei niemals in zwei Stücke zerfällt. Ich glaube, daß van Beneden, der ja allein von allen bisherigen Beobachtern beiderlei Eier vor sich gehabt hat, auch die zwei Arten von Spermatozoën gesehen hat, und daß hierauf seine An-

gaben über die beträchtliche Variabilität in der Größe der Kerne freier Spermatozoën wenigstens zum Teil zurückzuführen sind.

Die Eier des Typus Carnoy habe ich stets nur von Spermatozoën mit zwei Elementen befruchtet gefunden, desgleichen die des Typus van Beneden nur von solchen mit einem einzigen. Es scheint demnach, daß der Pferdespulwurm wirklich in zwei, wenn auch äußerlich nicht zu unterscheidenden, Varietäten vorkommt, die vorderhand sich nur dadurch charakterisieren lassen, daß die Geschlechtszellen (Eier und Spermatozoën) der einen zwei und ihre Embryonalzellen vier, die Geschlechtszellen der anderen nur ein einziges und ihre Furchungszellen zwei Elemente enthalten.

III. Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist, zeigen die im Ei vorhandenen männlichen und weiblichen Kernelemente eine solche Übereinstimmung in ihren weiteren Schicksalen, daß die Beschreibung des einen Kerns zugleich für den anderen Geltung beanspruchen darf. Nur in den ersten Stadien bestehen einige Differenzen, die nebst den Sonderbeziehungen, welche sowohl der Ei- als auch der Spermakern im Anfang zu bestimmten Bestandteilen des Eies aufweisen, eine getrennte Besprechung erfordern.

Der weibliche Vorkern entsteht in den Eiern des Typus Carnoy, welche der folgenden Darstellung zu Grunde gelegt sind, aus zwei chromatischen Elementen. Im XXI. Bande dieser Zeitschrift habe ich gezeigt, daß schon das Keimbläschen dieser Eier zwei Elemente enthält, daß diese bei der Bildung des ersten Richtungskörpers sich halbieren und von jedem die eine Hälfte im Ei verbleibt, die andere dem ersten Richtungskörper zuteil wird, worauf von jedem Element des Eies abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt wird. So findet sich im reifen Ei von jedem Element des Keimbläschens nur noch der vierte Teil, der dort bereits als eine der vier Unterabteilungen des Stäbchens zu erkennen war.

Die beiden chromatischen Elemente des Eies, das seine Reifungsperiode eben beendet hat, sind einfache Stäbchen, von annähernd kreisrundem Querschnitt, deren Länge die Dicke um das Zwei- bis Dreifache übertrifft (Fig. 11 a, b). Sie erscheinen auch bei stärkster Vergrößerung vollkommen homogen und meist mit glatten scharfen Konturen. Betrachtet man sie an gut tingierten Präparaten nach Ausschaltung der Diaphragmen des Beleuchtungsapparates, so ist das Farbenbild, das sie liefern, wohl von gleicher Form, aber etwas kleiner als das gewöhnliche Bild und zeigt verschwommene Ränder. Es fogt daraus, daß jedes Element eine dünne Rindenschicht achromatischer Substanz besitzt, die ohne scharfe Grenze allmählich in das Chromatin übergeht. Am ehesten möchte ich diese Struktur der Differenzierung des Amöbenkörpers in Exo- und Endoplasma vergleichen, um so mehr als auch die Beteiligung der beiden Schichten an der Bewegung, die wir später an dem Element wahrnehmen, Analogien zu den Verhältnissen der Amöbe darbietet.

Wie ich die Elemente soeben geschildert habe, so finden wir sie vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers an dem inneren Pol der Spindel. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle liegen sie einander parallel und sind nur durch einen sehr geringen Zwischenraum voneinander getrennt (Fig. 11). Mit ihrer dem Eiinnern zugekehrten Oberfläche grenzen sie, wenn sie den Spindelpol vollkommen erreicht haben, direkt an das umgebende Protoplasma, an ihre äußere Fläche treten die achromatischen Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur heran. Irgend eine Differenzierung ihrer nächsten Umgebung, eine Vakuole oder nur ein lichterer Raum, ließ sich an meinen Präparaten um diese Zeit durchaus nicht erkennen. Ich betone dieses Verhalten besonders, weil van Beneden (3) die chromatischen Elemente des Eies auf allen Stadien ihrer Existenz von einem relativ beträchtlichen, nach außen meist scharf begrenzten Hof achromatischer Substanz umgeben sein läßt. Dieser homogene Körper, welcher schon im Keimbläschen um die chromatischen Elemente sich findet und hier „Prothyalosoma“ genannt wird, wird bei der Bildung des ersten Richtungskörpers halbiert; der Teil, welcher im Ei verbleibt, heißt von jetzt an „Deuthyalosoma“. Dieses teilt sich abermals in der zweiten Richtungsspindel; die eine Hälfte wird mit den chromatischen Elementen, die es einschließt, im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, während die andere im Dotter zurückbleibt, um zum Eikern zu werden (pag. 292).

An meinen Präparaten der Richtungskörperbildung, die ohne Zweifel einen besseren Konservierungszustand aufweisen als diejenigen, nach denen VAN BENEDEN's Zeichnungen angefertigt sind, ist von diesem Verhalten nirgends die geringste Spur wahrzunehmen. Besonders in den Spindeln, deren Fasern ja direkt an die Stäbchen herantreten, kann eine solche Struktur nicht vorhanden sein. Auch haben weder SCHNEIDER und NUSSBAUM, noch CARNOY und ZACHARIAS von dem „Hyalosoma" etwas wahrgenommen. Wahrscheinlich ist dasselbe ein durch Schrumpfung entstandenes Artefakt, wofür der Umstand spricht, daß VAN BENEDEN selbst es nicht immer nachweisen konnte.

Die frühesten Anfänge der Vakuole des Eikerns treten erst auf, nachdem die äußere Tochterplatte der karyokinetischen Figur im zweiten Richtungskörper abgetrennt worden ist. Man erkennt jetzt (Fig. 12), wie in einem zunächst äußerst geringen und allseitig gleichen Abstand von der Oberfläche der beiden Elemente rings um dieselben eine zarte Linie verläuft, der optische Schnitt der Kernmembran, welche das Protoplasma und die Enden der Verbindungsfasern von den Stäbchen zurückdrängt und in ihrem Innern, d. h. in dem schmalen Raum, der sie von den Elementen trennt, eine vollkommen homogene wasserklare Substanz (Kernsaft) enthält. Gleichzeitig mit dieser ersten Anlage der Kernvakuole verändert sich auch das Stäbchen selbst. Seine Oberfläche sieht rauh, wie gekörnelt aus, indem sie sich zu ganz kleinen, ungefähr halbkugeligen Höckern erhebt, die, in wechselnden Abständen voneinander, in den schmalen Raum der Vakuole vorspringen, wo sie zum Teil frei endigen, zum größeren Teil aber an die Kernmembran herantreten. Betrachtet man das Farbenbild, so macht sich die beschriebene Strukturveränderung fast gar nicht bemerkbar, ein Beweis, daß sie sich vorzugsweise auf die achromatische Rindenschicht der Elemente beschränkt.

Es ist beachtenswert, daß man zuweilen schon in der zweiten Richtungsspindel, also zu einer Zeit, wo von der Kernvakuole noch keine Andeutung vorhanden ist, die chromatischen Elemente, und zwar auch jene Hälften derselben, die später ausgestoßen werden, genau mit den beschriebenen körnigen Erhebungen antrifft (Fig. 10), die als die Anfänge zur Bildung des Kerngerüstes in der Regel erst nach der Entfernung des zweiten Richtungskörpers sich zeigen. In diesen Fällen kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Fortsätze aus der Substanz der Stäbchen selbst sich gebildet haben; hier können sie nicht etwa Differenzierungen einer Kernvakuole sein,

als welche VAN BENEDEN in seiner unten zu besprechenden Darstellung der Ausbildung des Eikerns sie anspricht.

Ob um jedes Element zunächst eine eigene abgeschlossene Vakuole entsteht, oder ob beide Stäbchen von Anfang an in einem einheitlichen Kernraum enthalten sind, vermag ich nicht anzugeben. Denn der schmale Zwischenraum zwischen denselben läßt sich schwer analysieren. Ist der Kern so orientiert (Fig. 12 a), daß die beiden Elemente im Querschnitt erscheinen, so sieht man die Membran von beiden Seiten in den Raum zwischen den Stäbchen sich einsenken, so daß sie im optischen Schnitt einer 8 gleicht, die mit jeder ihrer Hälften ein Element umschließt. Ob aber diese beiden Kreise geschlossen sind und sich nur berühren, oder ob sie durch einen schmalen Spalt miteinander kommunizieren, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Dagegen sind einerseits etwas spätere Stadien, andererseits gewisse Ausnahmsfälle in der Bildung des Eikerns imstande, über das prinzipiell Wichtige dieser Frage genügendes Licht zu verbreiten. Die auf das in Fig. 12 abgebildete Stadium folgenden Zustände des Eikerns lassen, wie die sich anschließenden Figuren lehren, mit vollster Klarheit einen einheitlichen, wenn auch zunächst stark eingeschnürten Kernraum konstatieren. Ebenso sicher ist es auf der anderen Seite, daß in jenen seltenen Fällen, wo die beiden inneren Stäbchen der zweiten Richtungsspindel weit voneinander entfernt sind (Fig. 45, Taf. XXI), um jedes eine eigene Kernvakuole sich ausbildet, so daß zwei „halbe" Eikerne entstehen (Fig. 46, Taf. XXI), die, wenigstens hie und da, auch in der Folge nicht zur Verschmelzung (als ruhende Kerne) gelangen (Fig. 47, Taf. XXI), wovon unten noch die Rede sein wird. Es folgt aus diesen Thatsachen unmittelbar, daß jedes chromatische Element für sich allein imstande ist, eine Vakuole und damit einen ruhenden Kern zu erzeugen, und daß ein einziger Kern aus beiden Elementen dann sich bildet, wenn diese so dicht nebeneinander liegen, daß der Bereich, in welchem das eine Stäbchen das Protoplasma von sich zurückdrängt, mit der Wirkungssphäre des anderen teilweise zusammenfällt. Es wäre demnach möglich, daß auch bei der normalen Entfernung der beiden Elemente anfangs um jedes derselben ein eigener Hof von Kernsaft auftritt, und daß dieser erst bei weiterem Wachstum mit dem des anderen Stäbchens zusammenfließt.

Die nächsten Stadien (Fig. 13) zeigen das bisher Beschriebene größer und deutlicher. Die Kernvakuole ist gewachsen, wobei die Membran noch ringsum gleichen Abstand von der Oberfläche der

Stäbchen bewahrt. Der Kernraum wiederholt also die Form der Elemente und besitzt demnach annähernd die Gestalt zweier kurzer, an ihren Endflächen abgerundeter Cylinder, die der Länge nach miteinander verschmolzen sind. Die Kommunikation der beiden Kernhälften wird vermittelt durch einen engen Spalt, dessen Länge aus Fig. 13 b, dessen Breite aus a zu ersehen ist. Die beiden Stäbchen haben sich etwas voneinander entfernt, ihre Fortsätze sind der Vergrößerung des Kernbläschens proportional gewachsen. Sie besitzen jetzt im allgemeinen die Form feiner Stacheln, die mit breiter Basis aus dem Körper des Elements entspringen, mit ihrer Spitze zum größten Teil die Membran berühren. Fast stets streben sie nach dem ihrer Ursprungsstelle nächstgelegenen Punkt der Kernwandung, strahlen also radienartig von der Achse des Stäbchens aus und verleihen demselben im Querschnitt die Form eines Sterns. Diese Anordnung ist jedoch insofern unregelmäßig, als die Fortsätze in der Regel gruppenweise dicht zusammenstehen, während sie an anderen Stellen fast ganz fehlen; so sind besonders die gegeneinander gerichteten Flächen der beiden Elemente davon gänzlich frei, höchstens zu kleinen Höckerchen erhoben. Die Ausläufer sind von verschiedener Stärke; die dicksten bleiben auch im Farbenbild in ganzer Ausdehnung sichtbar, die schwächeren lassen wenigstens in ihrer Basis färbbare Substanz erkennen.

Auf diesem Stadium zeigen sich die ersten Spuren achromatischer Kernkörperchen als ganz kleine Körnchen, die in verschiedener Zahl und an verschiedenen Stellen auftreten können, stets aber in nächster Nachbarschaft der chromatischen Elemente sich finden, manchmal sogar in Buchten derselben eingelagert sind, so daß die Vermutung nahe gelegt wird, daß sie sich aus diesen absondern. Auch erkennt man jetzt sehr klar, daß durch die Bildung der Kernvakuole nicht allein das Protoplasma, sondern, wie ich oben schon hervorgehoben habe, auch die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur von den Stäbchen zurückgedrängt werden. Diese Fädchen, welche nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers allmählich von der Peripherie nach der Achse zu aufgelöst werden, persistieren oft sehr lange. Wie sie früher an die Elemente selbst sich angesetzt haben, so treten sie jetzt an die äußere Fläche der Kernmembran heran, und zwar senken sie sich stets in die der Oberfläche des Eies zugekehrte Partie der Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften ein (Fig. 13 bis 16).

Im Gegensatz zu diesem Befund, der an allen mir vorliegenden

Eiern dieser Entwicklungsstufe sich konstatieren läßt, giebt VAN BENEDEN (3) an (p. 294), daß um diese Zeit die Verbindungsfasern die Kernvakuole durchsetzen und bis an die Elemente selbst herantreten. Auch findet sich dieses Verhalten auf seiner Taf. XVIIIbis in Figur 5 und 6 dargestellt. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß VAN BENEDEN hier einer Täuschung unterlegen ist, die durch gewisse Bilder sehr leicht veranlaßt werden kann. Ich habe einen solchen Fall in Fig. 14 von drei verschiedenen Seiten abgebildet. Die Verbindungsfasern endigen wie immer an der Kernmembran in dem Winkel zwischen den beiden Hälften derselben (Fig. 14a). Nur treffen sie infolge einer starken Drehung des ganzen Kerns (Fig. 14b) nicht mehr senkrecht auf diese Stelle, sondern unter einem sehr spitzen Winkel, so daß sie auf eine beträchtliche Strecke der Länge nach in der Kernfurche verlaufen. Liegt der Kern so gegen den Beschauer, wie ihn die Fig. b u. c zeigen, so werden infolge der Kleinheit der Abstände bei einer Einstellung auf die chromatischen Stäbchen zugleich die Fasern sichtbar, und nun macht es den Eindruck, als verliefen dieselben zum Teil innerhalb des Kernraums. Daß es nicht so ist, davon kann man sich kaum auf andere Weise als dadurch überzeugen, daß man das Ei so lange dreht, bis man den Kern in der durch Fig. 14a dargestellten Ansicht vor sich hat. In dieser Weise müssen, wie ich glaube, auch die citierten Bilder VAN BENEDEN's erklärt werden.

Fig. 15 zeigt einen etwas weiter entwickelten Kern, der sich eng an die in Fig. 13 und 14 abgebildeten anschließt. Die Vakuole ist in allen Dimensionen gewachsen und besitzt noch annähernd die gleiche Form wie früher; nur ist die Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften weniger tief, die Kommunikation infolgedessen auch relativ eine weitere. Die Verbindungsfasern, auf einen dünnen Strang reduziert, endigen an der Kernmembran. Die beiden chromatischen Elemente haben sich beträchtlich voneinander entfernt. Während sie bis jetzt von allen Punkten der Wandung ihrer Kernhälfte ungefähr gleichen Abstand innehielten, macht sich nun mehr und mehr eine exzentrische Lagerung derselben bemerkbar. Sie rücken gegen die laterale Wand ihrer Hälfte, oder richtiger gesagt, sie behalten ihren früheren Abstand von dieser Seite der Kernmembran bei, während diese in ihrem übrigen Bereich sich mehr und mehr von ihnen entfernt. Dieses Verhalten, welches später noch viel auffallender hervortritt, ist auch in Fig. 15a schon ganz deutlich zu erkennen. Das in a

links gelegene Element ist zugleich der dem Eiinnern zugekehrten Seite des Kerns genähert, eine Eigentümlichkeit, die sich sehr häufig an beiden Stäbchen beobachten läßt. Die Fortsätze der Elemente haben sich verlängert, verstärkt und vermehrt. Am wenigsten tritt dies an ihrer lateralen Fläche hervor, da ja deren Entfernung von der Membran kaum zugenommen hat. Dagegen läßt sich im übrigen Bereich ein gegen früher sehr kräftig entwickeltes Fadenwerk erkennen, wie dies besonders aus Fig. 15 c hervorgeht, welche einen optischen Schnitt der einen Kernhälfte, von der lateralen Seite aus gesehen, darstellt. Besonders auffallend sind hier die vielfachen Anastomosen der einzelnen Fädchen miteinander, die früher gar nicht oder doch nur sehr spärlich zu konstatieren waren. Dadurch stehen die einzelnen Ausläufer auch ohne die Vermittlung ihres gemeinsamen Mutterkörpers in Verbindung und stellen bereits auf diesem Stadium ein wahres „Kerngerüst" dar. Die Bälkchen dieses Gerüstes habe ich an jenen Präparaten, welche mir den Eindruck der besten Konservierung machen, homogen und glattrandig gefunden; nur an den Knotenpunkten macht sich eine stärkere Anhäufung von Substanz bemerkbar. An anderen Präparaten sind die Fädchen körnig. Sehr häufig bemerkt man an ihren Enden, mit denen sie die Kernmembran berühren, eine nicht unbeträchtliche Anschwellung, und diese der Membran ansitzenden Endknoten scheinen gleichfalls miteinander in direkter Verbindung zu stehen, indem feinste Fädchen zwischen ihnen an der Kernwandung ausgespannt sind. Volle Sicherheit über diesen Punkt läßt sich jedoch auf dem vorliegenden Stadium nicht gewinnen, da bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns die feinen Bälkchen des Kerngerüsts von den an die Außenseite der Membran angrenzenden Strukturen der Zellsubstanz schwer zu unterscheiden sind.

Die mediane Seite der Elemente ist, wie bisher, von Fortsätzen frei. Nur in ganz wenigen Fällen sah ich von hier einen Faden entspringen, der zu dem andern Stäbchen hinüberzog. Abgesehen von einer solchen seltenen Verbindung, sind *die beiden Elemente völlig voneinander getrennt*, indem sich die Ausläufer eines jeden nur in der zugehörigen, durch die Einschnürung scharf abgegrenzten Hälfte der Vakuole ausbreiten.

Es läßt sich auf diesem Stadium schon erkennen, daß, wenn man die Fortsätze abrechnet, der noch solide Körper des chromatischen Elements an Volumen abgenommen hat, daß also die von ihm ausstrahlenden Fädchen auf seine Kosten wachsen. Diese

entziehen ihm, an Ausdehnung gewinnend, immer mehr Substanz, und zwar an verschiedenen Stellen in wechselnder Menge, so daß die Form der noch kompakten Masse eine sehr unregelmäßige wird. Stellt man um ein Geringes über den Körper des der Länge nach vorliegenden Elements ein (Fig. 15 d), so erzeugen die optischen Querschnitte der gegen das Auge aufsteigenden Fädchen das Bild dicht zusammengelagerter Körnchen, die durch den Glanz, den der darunter gelegene Körper im gleichen Bereiche hervorbringt, zu einem Ganzen vereint scheinen. So könnte leicht die Vorstellung entstehen, man habe den optischen Schnitt des Stäbchens selbst vor Augen, das eine Veränderung seiner Struktur erlitten habe der Art, daß stärker färbbare Körnchen in eine schwächer tingirbare Grundsubstanz eingelagert seien. Bei ganz scharfer Einstellung kann man sich jedoch stets überzeugen, daß der unregelmäßige Rest des soliden Stäbchens noch ebenso homogen ist, wie früher das ganze Element.

Die achromatischen Kernkörperchen, die wir als ganz kleine Körnchen entstehen sahen, sind stark aufgequollen. Man findet in jeder Kernhälfte deren eines bis drei in sehr wechselnder Lagerung. Nur selten sieht man eines derselben noch direkt dem Körper des chromatischen Elements angeschmiegt. Im allgemeinen läßt sich konstatieren, daß ihre Größe zu ihrer Zahl im umgekehrten Verhältnis steht.

Fig. 16 zeigt den durch die besprochenen Stadien repräsentierten Entwicklungsgang in allen Stücken um einen Schritt weiter geführt: die Kernvakuole ist beträchtlich größer geworden, das Kerngerüst hat entsprechend an Ausdehnung gewonnen, der Körper der beiden chromatischen Elemente ist nur in spärlichen Resten noch zu erkennen. Der Kernraum emanizipiert sich mehr und mehr von der ursprünglichen Gestalt der Elemente und zeigt die Tendenz, in die Kugelform überzugehen. Doch ist die Zweiteilung desselben in a noch recht deutlich wahrzunehmen, während der Durchschnitt des Kerns, welcher die Elemente der Länge nach trifft (b), schon mehr der Kreisform sich nähert. Sehr auffallend tritt auf diesem Stadium die exzentrische Lage der beiden Elemente in ihren Kernhälften hervor. Der noch unveränderte Rest eines jeden ist der lateralen und zugleich der dem Ei-Innern zugekehrten Seite der Membran sehr nahe gerückt und nicht selten findet man denselben der Wandung noch dichter angeschmiegt, als Fig. 16 dies zeigt. Wie früher, so breitet sich auch jetzt das aus jedem Element entstandene Retikulum nur gegen die Kernmembran hin aus,

und zwar gegen die Hälfte derselben, die dem Element von Anfang an zugehört. Gegen den Innenraum der Vakuole entsendet dasselbe keine Ausläufer: hier tritt mit dem Wachsthum des Kerns immer auffallender ein leerer, nur von Kernsaft erfüllter Raum hervor, der äußerst selten von einem gleichsam verirrten chromatischen Fädchen durchzogen wird. An der inneren Fläche der Kernmembran läßt sich jetzt in ziemlich gleichmäßiger Ausbreitung ein chromatisches Netzwerk erkennen als der peripherste Teil des Kerngerüstes, der dem inneren Retikulum immer mehr Substanz entzieht und so an Stärke gewinnt. Die Reste, die von der ursprünglichen Stäbchenform des Elements noch übrig sind: unregelmäßige Brocken, die meist noch durch stärkere oder schwächere Brücken miteinander zusammenhängen, erscheinen noch ebenso homogen, wie früher das ganze Element. Nicht Strukturveränderungen also (wenigstens keine sichtbaren) erleidet dieses bei seinem Übergange in das Gerüst, sondern nur Formveränderungen, indem es, der Amoebe vergleichbar, Fortsätze aussendet, die, auf Kosten des Körpers wachsend, diesen allmählich zu ihrer Bildung aufbrauchen.

Dieser Zustand ist fast völlig erreicht in dem in Fig. 17 a dargestellten Kern, welche Figur in ihrer Orientierung der Fig. 16 b entspricht.

Der Kern hat sich fast vollkommen abgerundet. Nur eine leichte Abplattung an jener Stelle, gegen welche die letzten Reste der Verbindungsfasern hinziehen, erinnert noch an die frühere Zweiteilung. Stellt man auf die Oberfläche des Kerns ein (Fig. 17 b), so erblickt man, der Membran folgend, ein dichtes chromatisches Netzwerk, welches ziemlich gleichmäßig über die ganze Fläche ausgebreitet ist. Im optischen Durchschnitt des Kerns könnte man bei schwächeren Systemen fast an eine „chromatische Kernmembran" denken; stärkere Vergrößerung löst aber diese scheinbar kontinuierliche Chromatinschicht in einzelne Bälkchen und Fadendurchschnitte auf, welche an der Innenfläche der aufs schärfste davon zu unterscheidenden achromatischen Membran in das Lumen der Vakuole vorspringen. Zugleich sieht man von ihnen aus ein feineres Gerüstwerk bis in geringe Tiefe ins Innere eindringen, wo dasselbe mit immer schwächer werdenden Fädchen sich allmählich verliert. Nur von zwei ungefähr entgegengesetzten Stellen der Membran ragt das Retikulum leistenförmig tiefer und mit stärkeren Bälkchen in die Vakuole hinein und bezeichnet damit als letzte

Andeutung die Plätze, an denen die Körper der beiden Elemente ihre Lage hatten (Fig. 17a).

Es wäre von Wichtigkeit, zu wissen, ob in dem Kerngerüst, das ja, wie wir gesehen haben, zur Hälfte aus dem einen, zur Hälfte aus dem andern Element entstanden ist, diese Zweiheit auch jetzt noch sich nachweisen läßt, oder ob die Gerüstfäden des einen Stäbchens, die wir im Innern des Kerns so lange Zeit von denen des anderen getrennt verlaufen sahen, schließlich an der Membran doch mit jenen zu einem einheitlichen Retikulum verschmolzen sind. Wenn auch meine Präparate mehr für das letztere Verhalten zu sprechen scheinen, indem ich nicht imstande bin, eine Unterbrechung des Gerüsts nachzuweisen, so bin ich doch weit entfernt, damit die Frage für entschieden zu halten. Denn der Eikern von Ascaris megalocephala ist bei seiner Kleinheit für solches Detail kein sehr günstiges Objekt. Seine Vorzüge, die uns gestatten, in der Entstehung des Gerüsts die Schicksale der chromatischen Elemente weiter zu verfolgen, als in anderen Kernen, liegen lediglich in der geringen Zahl dieser Elemente.

Der in Fig. 18 abgebildete Eikern kann als vollkommen ausgebildeter „ruhender Kern“ bezeichnet werden. Von den beiden Elementen in ihrer Selbständigkeit ist nichts mehr zu erkennen, keine Andeutung mehr von der früheren Zweiheit sowohl der Vakuole als des Gerüsts. Ein gleichmäßiges Retikulum überzieht die Innenfläche der Kernmembran und ragt mit feineren anastomosierenden Bälkchen in den Binnenraum des Bläschens hinein.

An den Alkoholpräparaten finde ich die Grundsubstanz der Vakuole stets homogen und wasserhell. An den Eiern dagegen, die in Pikrinessigsäure gehärtet sind, erscheint dieser Inhalt leicht granuliert, oder, besser gesagt, flockig. Je nach der Einwirkung der Reagens, die ja, wie ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe, eine sehr verschiedenartige sein kann, tritt dieses Verhalten in wechselnder Stärke, bald sehr deutlich, bald ganz verschwommen hervor. Ich glaube, daß wir dasselbe nicht als eine Struktur des Kerns, sondern als ein durch die Säure hervorgerufenes Gerinnungsprodukt des Kernsaftes anzusehen haben.

Der Punkt, den wir mit dem durch Fig. 18 repräsentierten Stadium in der Entwickelung des Eikerns erreicht haben, stellt

gewissermaßen einen Gipfelpunkt dar, von dem aus die weiteren Umwandlungen wieder abwärts führen, indem sie die bisherigen Veränderungen, wenigstens in den Hauptzügen, in umgekehrter Reihenfolge wiederholen. Hier mag deshalb Halt gemacht werden, einerseits um die im Vorstehenden in einzelnen Etappen geschilderte Entwickelung des Eikerns noch einmal im Zusammenhang zu überblicken und mit den diesbezüglichen Resultaten van Benedens zu vergleichen; andererseits um die Ausbildung des Spermakerns bis zu dem gleichen Stadium zu verfolgen, da von hier an die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden sind und gemeinsam behandelt werden können.

Ich habe die Figuren, an denen ich die Umbildungen des Eikerns besprochen habe, nach Möglichkeit so ausgewählt, daß die in denselben dargestellten Kerne der Reihe nach auseinander entstanden sein könnten. Es muß nun hier ergänzend bemerkt werden, daß bei aller Gleichförmigkeit doch nach verschiedenen Richtungen Abweichungen von dem Beschriebenen vorkommen. Die Vakuole kann schon viel früher, als dies nach den Figuren geschieht, sich zur Kugel- oder Eiform abrunden, umgekehrt kann aber auch die Einschnürung zwischen beiden Kernhälften noch länger persistieren und sogar in völlig ausgebildeten Kernen noch sichtbar sein. Es können weiterhin unsymmetrische Kernformen auftreten, dadurch bedingt, daß die beiden Elemente einander nicht parallel liegen, sondern einen Winkel miteinander bilden, der dann meistens ein rechter ist. In ganz seltenen Fällen liegen die beiden Stäbchen mit ihrer Längsachse in einer Geraden; es entsteht dann zunächst ein sehr langer schlauchförmiger Kern. Endlich hält die Entwickelung des Gerüsts mit dem Wachstum des Kernraums nicht genau Schritt; es kommt sogar, wenn auch äußerst selten vor, daß zu einer Zeit, wo die Vakuole die Größe des in Fig. 15 abgebildeten Kerns erlangt hat, die Stäbchen noch völlig unverändert ohne alle Fortsätze angetroffen werden.

Demnach läßt sich etwa in folgender Weise ein allgemeines Bild von der Entwickelung des Eikerns entwerfen. Von der zweiten Richtungsfigur geht nichts in den Kern über als die zwei chromatischen Elemente der inneren Tochterplatte. Diese verursachen, jedes in einem allmählich wachsenden Abstand, rings um sich eine Ansammlung homogener, wahrscheinlich flüssiger Substanz (Kernsaft), gegen die sich das Protoplasma mit einer anfangs sehr zarten, dann immer stärkeren Rindenschicht (Kern-

membran) abgrenzt. In die so entstandene Vakuole senden die chromatischen Stäbchen Fortsätze aus, welche deutlich das Streben erkennen lassen, die Kernmembran zu erreichen; denn gegen das Innere des Kernraumes fehlen sie. Während die Vakuole wächst, verlängern, verdicken und vermehren sich diese Ausläufer, wobei der solide Körper an Volumen entsprechend abnimmt. Indem die einzelnen Fädchen eines jeden Elements miteinander in Verbindung treten, entsteht ein Gerüstwerk, das zwischen dem Körper des Elements und der Kernmembran ausgespannt ist und hier in einem dichteren, der Innenfläche der Membran angeschmiegten Netzwerk endigt. Allmählich löst sich das ganze Stäbchen in das Gerüst auf und dieses zieht sich nun immer mehr gegen die Kernwandung zurück. Während dieser Umbildungen verliert das Element den Einfluß, den es im Anfang auf die Form des Kernbläschens ausgeübt hat; die beiden, je einem Stäbchen entsprechenden, ursprünglich sehr scharf voneinander abgesetzten Kernhälften runden sich, indem sie sich vergrößern, mehr und mehr zu einer einfachen Kugel ab. Der Körper des chromatischen Elements aber, der anfangs von der Wandung seiner Hälfte rings gleichen Abstand hatte, rückt relativ immer näher an die Oberfläche derselben, indem er die ursprüngliche Entfernung von derselben in beschränktem Bereiche bewahrt, während der übrige Teil der Membran sich immer weiter von ihm entfernt. Dieses Verhalten ist wohl dadurch zu erklären, daß durch die Fortsätze des Stäbchens, welche sich an die Membran ansetzen, eine Verbindung zwischen beiden hergestellt wird, durch welche bei der Vergrößerung der Vakuole ein Zug auf den Körper des Elements ausgeübt wird, auf welchen derselbe entweder durch Verlängerung seiner Ausläufer oder durch eine Bewegung in der Richtung des Zuges reagieren muß. Das erstere muß da eintreten, wo die Verbindungen des Elements mit der Membran in entgegengesetzten Richtungen gleich stark entwickelt sind; hier wird der Zug nach der einen Seite durch den nach der anderen aufgehoben.

Da nun den von der lateralen Seite des Stäbchens ausstrahlenden Fädchen auf der medianen Seite gar keine Fortsätze gegenüberstehen, so kann sich der Zug nach der lateralen Fläche der Kernwandung ungehindert geltend machen, und demgemäß sehen wir in der Folge, wenigstens in den beschriebenen symmetrischen Kernen, den Körper des Elements dieser Seite genähert. — Lange Zeit läßt sich die Selbständigkeit der beiden in das Gerüst sich umwandelnden Stäbchen noch nachweisen; ein

jedes breitet sich nur in seiner Kernhälfte aus. Später, wenn der Kern seiner völligen Ausbildung nahe ist, läßt sich dieser Nachweis nicht mehr führen. — Die Bewegung des Elements beim Übergang in das Retikulum zeigt die größte Übereinstimmung mit der eines Rhizopoden. An jeder beliebigen Stelle des Körpers kann ein Fortsatz hervortreten, der, zuerst fein, sich immer mehr verstärkt, entweder isoliert bleiben oder mit anderen Ausläufern sich verbinden kann. Diese Pseudopodien werden bei ihrer Entstehung nur von der achromatischen Rindenschicht des Stäbchens gebildet, und erst, wenn sie eine gewisse Stärke erreicht haben, fließt die chromatische Substanz in sie ein. — Schon in der eben entstandenen Kernvakuole zeigen sich in Form kleiner Körnchen und in wechselnder Zahl achromatische Nucleolen [1]), dem Körper jedes Stäbchens zunächst dicht anliegend und wahrscheinlich aus diesem sich ablösend. Auf späteren Stadien sind sie, zu Kugeln von verschiedener Größe aufgequollen, im Kernraum unregelmäßig verteilt.

Diese Resultate über die Ausbildung des Eikerns weichen von denjenigen van Benedens (3) nicht unerheblich ab. Wie ich oben bereits erwähnt habe, läßt van Beneden die Kernvakuole aus einem homogenen achromatischen Körper hervorgehen, der schon im Keimbläschen die chromatischen Elemente umgiebt. Aus dieser Substanz differenzieren sich körnige Fädchen, welche von der Oberfläche der chromatischen Elemente in radiärer Richtung gegen die Kernmembran ziehen, welch' letztere sich gleichfalls in Körner, durch feine Fibrillen verbunden, auflöst. An die Körner der Membran heftet sich außen das Gerüstwerk der Zellsubstanz, innen das Kernretikulum an. Beide sind prinzipiell identisch, was auch daraus hervorgeht, daß die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur zum Teil in das Kerngerüst, zum Teil in die Zellsubstanz übergehen. Auch dem chromatischen Element liegt ein dem Retikulum der Zellsubstanz und der Kernvakuole gleichwertiges achromatisches Gerüstwerk zu Grunde, das sich von jenem nur dadurch unterscheidet, daß es dicht zusammengebacken und durch eine homogene Bindesubstanz verkittet, außerdem mit einer spezifischen chemischen Substanz, dem Chromatin, imbibiert ist. Die Ausbildung des Eikerns geht nun so vor sich, daß einerseits die Flüssigkeit der

1) Auch Kultschitzky (22) hat im Ei- und Spermakern diese Kernkörperchen nachweisen können.

Kernvakuole sich mit der Kittsubstanz des Stäbchens verbindet und diese zum Aufquellen bringt, wodurch das Gerüstwerk des Elements wie ein in Wasser getauchter Schwamm auseinander getrieben wird, andererseits beruht sie auf einer Wanderung des flüssigen Chromatins vom Centrum gegen die Peripherie, indem diese Substanz zunächst die Körner des aus der Vakuole hervorgegangenen Retikulums, schließlich vorzugsweise die der Kernmembran imbibiert, während das zentrale Gerüst als völlig achromatisch zurückbleibt (pag. 280—303).

Dies sind in kurzen Worten die Anschauungen VAN BENEDENS. Die Differenzen zwischen denselben und meiner Darstellung können nur zum kleinsten Teil auf einer verschiedenen Deutung der gleichen Bilder beruhen; der Hauptsache nach müssen sie in einer verschiedenen Konservierung der untersuchten Eier ihren Grund haben, und zwar scheint es mir für einzelne Punkte keinem Zweifel zu unterliegen, daß VAN BENEDENS Präparate einen ungenügenden Erhaltungszustand aufweisen. Dies gilt in erster Linie für die Kernmembran, die VAN BENEDEN aus Körnern, die durch feinste Fädchen verbunden sind, zusammengesetzt sein läßt. An meinen Eiern dagegen erscheint dieselbe als eine äußerst scharfe, homogene Lamelle, die im ausgebildeten Kern eine sehr beträchtliche Dicke erreicht und deutlich doppelt konturiert ist. An diesen Präparaten läßt sich mit voller Sicherheit feststellen, daß das Kerngerüst nur die Innenfläche der Membran überzieht, nicht mit seinen periphersten Fädchen einen Teil derselben darstellt, und wenn VAN BENEDEN die Membran durch Imbibition chromatisch werden läßt, so beweist dies, daß dieselbe an seinen Eiern dieses Stadiums überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Sodann muß ich die von VAN BENEDEN beschriebene Quellung der chromatischen Elemente nach meinen Erfahrungen als eine artificielle bezeichnen. Meine Präparate demonstrieren die Umwandlung der chromatischen Elemente in einer so kontinuierlichen Folge, daß mir diese Volum- und Strukturveränderung, wenn sie im natürlichen Verlauf vorkäme, nicht entgangen sein könnte. Was übrigens den letzteren Punkt betrifft: die Annahme einer Auflösung des Elements in Körner, die sich in einer schwächer tingierbaren Grundsubstanz ausbreiten, so halte ich es nicht für unmöglich, daß dieselbe durch Bilder veranlaßt ist, wie ich ein solches in Fig. 15d abgebildet und oben ausführlich besprochen habe. Endlich verraten VAN BENEDENS Abbildungen der Tafel XIXbis auch darin eine mangelhafte Konservierung, daß die achromatischen Nucleolen in denselben

fehlen, also in den Präparaten wahrscheinlich aufgelöst oder bis zur Unkenntlichkeit aufgequollen sind. Alle erwähnten Charaktere, wie auch eine genaue Betrachtung der van Benedenschen Zeichnungen, berechtigen zu dem Schlusse, daß die Kerne in den von ihm untersuchten Eiern verquollen und in ihrer feineren Struktur unklar sind.

Wenn ich somit die Resultate des genannten Forschers über die inneren Umbildungen der beiden Stäbchen und die Imbibition der Membran durch die chromatische Substanz mit Sicherheit als irrtümlich bezeichnen zu dürfen glaube, so bleibt doch noch ein von meiner Darstellung sehr wesentlich abweichender Punkt übrig, der sich durch meine Präparate nicht direkt widerlegen läßt. Es ist dies die Annahme, daß die von mir als Ausläufer der Elemente beschriebenen Fädchen Differenzierungen der Vakuole seien, die erst später durch Imbibition chromatisch werden. Allein die Korrelation zwischen der Entwicklung dieser Fädchen und der Form und dem Volumen der noch soliden Chromatinmasse muß auch diese Anschauung sehr unwahrscheinlich machen. Besonders jene Fälle, wo die Vakuole bereits eine beträchtliche Größe erreicht hat, ohne daß eine Veränderung mit den Stäbchen vorgegangen ist, und in denen dann auch niemals eine Spur von einem Kerngerüst zu beobachten ist, sprechen mit Entschiedenheit dafür, daß dieses Gerüst als ein Produkt der chromatischen Elemente anzusehen ist. Eine weitere Stütze für diese Auffassung liegt in dem bereits hervorgehobenen und in Fig. 10 gezeichneten Verhalten, welches die chromatischen Elemente zuweilen in der zweiten Richtungsspindel erkennen lassen, darin nämlich, daß schon hier, wo eine Kernvakuole noch nicht existiert, ganz ähnliche Fortsätze an den Stäbchen zur Ausbildung gelangen können. Daß diese Ausläufer zunächst achromatisch sind, kann nicht gegen ihre Ableitung von den chromatischen Elementen sprechen; denn wir wissen ja, nicht nur von den Stäbchen des Ascarideneies, sondern auch von den Elementen vieler anderer Zellen, daß sie eine achromatische Rindenschicht oder eine durchgehende achromatische Grundlage enthalten. Dies giebt ja auch van Beneden zu. Mit Entschiedenheit aber glaube ich mich dagegen aussprechen zu müssen, daß man, wie dieser Forscher es thut, diese Substanz mit dem achromatischen Zellretikulum identifiziert, sie gewissermaßen als einen Teil desselben betrachtet, der nur zufällig zum Träger einer spezifischen chemischen Substanz, des Chromatins, geworden ist und von dieser Substanz auch wieder verlassen wird. Gegen diese

Annahme sprechen alle Erfahrungen der letzten Jahre, und die einzige Stütze, die man für dieselbe beibringen konnte, die von van Beneden behauptete Imbibition der Kernmembran mit chromatischer Substanz, haben wir ja oben als irrthümlich erkannt.

Die Entwicklung des Spermakerns bis zu jenem Stadium, auf dem wir den Eikern verlassen haben, läßt sich mit wenigen Worten beschreiben. Genau wie bei letzterem bildet sich um die chromatischen Elemente eine allmählich wachsende Vakuole, in welche die Elemente anastomosierende Fortsätze aussenden; wie dort treten Kernkörperchen auf, die soliden Chromatinmassen werden nach und nach vollständig in das Gerüst aufgelöst und dieses zieht sich schließlich gegen die Kernmembran zurück.

Wenn trotz dieser Übereinstimmung in allen wesentlichen Vorgängen doch fast stets die beiden Geschlechtskerne bis zu ihrer völligen Ausbildung aufs deutlichste zu unterscheiden sind, so hat dies seinen Grund darin, daß die chromatischen Elemente, aus denen der Eikern hervorgeht, eine sehr einfache Form und gesetzmäßige gegenseitige Anordnung besitzen, während die des Spermakerns, wie wir oben gesehen haben, meist ganz unregelmäßig gestaltet und ebenso unregelmäßig gegeneinander gelagert sind. Dies hat zunächst zur Folge, daß die Vakuole, die am Eikern in der charakteristischen symmetrischen Gestalt auftritt, am Spermakern eine solche Zweiteilung meist vermissen läßt, indem sie von Anfang an ungefähr Kugelgestalt besitzt. Nur in ganz seltenen Fällen — ein solcher ist in Fig. 30 (Tafel XX) abgebildet — zeigen die Elemente des Spermakerns die gleiche Form und gegenseitige Lagerung, wie die des Eikerns, und bedingen dann auch eine entsprechende Gestalt des Kernbläschens.

Sind schon die noch kompakten männlichen Elemente häufig schwer auseinander zu halten, so ist dies für die Gerüstfäden, die aus jedem entstehen, in der Regel ganz unmöglich. Der ganze Kernraum wird von einem jeglicher Gesetzmäßigkeit entbehrenden Balkenwerk durchzogen, in welchem der Anteil eines jeden Elements nicht abzugrenzen ist (Fig. 13—16). Ganz unregelmäßige Brocken in verschiedenster Verteilung stellen die noch soliden Reste der Elemente dar. Das Streben des Retikulums, sich an der Peripherie zu verdichten, das im Eikern so deutlich zu erkennen war, tritt am Spermakern anfangs viel weniger hervor. Auch die centralen Partieen der männlichen Kernvakuole werden

vielfach von Gerüstfäden durchzogen (Fig. 16, 17), und erst, wenn der Kern nahezu seine volle Größe erreicht hat, ziehen sich auch diese gegen die Membran zurück. Von da an sind die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden, wenigstens an sich nicht, wogegen ihre Lagebeziehungen zu bestimmten Teilen des Eies in der Regel noch gestatten, zu sagen, welches der Ei-, welches der Spermakern ist.

Van Benedens Angaben über die Bildung des Spermakerns stimmen naturgemäß mit jenen, die er über die Entwicklung des Eikerns gemacht hat, überein, so daß eine Besprechung derselben überflüssig ist. Nur einen Punkt möchte ich hervorheben, der sich auf die Entstehung der Vakuole bezieht. Wie die weiblichen Elemente von dem „Hyalosoma", so sollen die des Spermatozoons von einer „couche périnucléaire" umgeben sein, aus welcher das Kernbläschen hervorgeht. Ich habe von dieser Schicht nichts wahrnehmen können. Das einzige, was ich auf die Angabe van Benedens beziehen könnte, ist eine durchaus nicht konstante Differenzierung des Protoplasmaleibs des Spermatozoons in eine kompaktere periphere und eine lichtere zentrale Zone. Allein daß sich die letztere nicht an der Bildung des Spermakerns beteiligt, geht mit voller Sicherheit daraus hervor, daß sie manchmal noch deutlich wahrnehmbar ist, wenn sich der Spermakern bereits von seiner Hülle losgelöst hat. Wie um die weiblichen Elemente, so sehe ich auch an den männlichen die Vakuole zunächst in einem ganz minimalen Umkreis auftreten; wo die Elemente nicht ganz dicht aneinanderliegen, scheint mir ihr Beginn durch eine Aufhellung des zwischen denselben befindlichen Raumes angezeigt zu werden.

Bevor wir die Schicksale der beiden Geschlechtskerne weiter verfolgen, haben wir noch die Lage, die sie während ihrer Ausbildung im Ei einnehmen, und gewisse Beziehungen derselben zu anderen Teilen ins Auge zu fassen. Vom Eikern wissen wir bereits, daß er stets ziemlich nahe an der Oberfläche entsteht und durch die allmählich sich rückbildenden Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur Beziehungen zum zweiten Richtungskörper unterhält. Während des Wachstums behält der Kern in der Regel diese Lage annähernd bei, manchmal rückt er seitlich etwas von seinem Entstehungsort ab (Fig. 16) oder er dreht sich um irgend eine seiner Achsen (Figur 14). Nur selten dringt er schon früh-

zeitig tiefer ins Ei-Innere vor, wobei er sich von den Verbindungsfasern loslöst. Meist giebt sich noch der völlig ausgebildete Kern durch seine dem zweiten Richtungskörper benachbarte Lage als Eikern zu erkennen (Fig. 18).

Der Spermakern entsteht stets im Mittelpunkt des Eies, in einem vom Eiprotoplasma schon durch seine Färbbarkeit scharf unterschiedenen Mantel, dem Protoplasmakörper des Spermatozoons, der während der Reifungsperiode des Eies, abgesehen von dem Verlust des lichtbrechenden Körpers, nur wenig an Volumen eingebüßt hat. Nachdem der zweite Richtungskörper ausgestoßen ist und um die männlichen und weiblichen Kernelemente die Vakuole deutlich zu werden beginnt, verlässt der Spermatozoënkörper das Zentrum des Eies und wandert mit dem entstehenden Kernbläschen mehr oder weniger weit nach der Peripherie (Fig. 13—16), so daß der wachsende Spermakern häufig sehr nahe an der Eioberfläche angetroffen wird. Diese Ortsveränderung kann sich in jedem beliebigen Eiradius vollziehen; am seltensten kommt es nach meinen Erfahrungen vor, daß sich das Spermatozoon gegen den Eikern hin bewegt (Fig. 16).

Interessant ist das Verhalten des Spermakerns zu seinem Protoplasmamantel, wovon van Beneden eine ausführliche Beschreibung gegeben hat. Meine Präparate bestätigen seine Angaben und gestatten einiges Detail noch genauer festzustellen. Zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers sind die männlichen Kernelemente von einer durch ihre Färbbarkeit von der Zellsubstanz des Eies leicht zu unterscheidenden Hülle, dem protoplasmatischen Anteil des Spermatozoons, auf allen Seiten umschlossen, wenn sie auch bei der meist unregelmäßigen Form dieses Mantels von den einzelnen Punkten der Oberfläche desselben verschieden weit entfernt sind. An der Ausbildung des Spermakerns nimmt diese Substanz keinen sichtbaren Anteil. Die chromatischen Elemente entziehen ihr nur Flüssigkeit zur Bildung ihrer Kernvakuole, und auch diese Flüssigkeit dringt wahrscheinlich zum größeren Teil aus dem Eiprotoplasma durch die Hülle hindurch. Die Dehnbarkeit des Mantels ist eine sehr geringe und gestattet der im Innern desselben entstehenden Vakuole nur eine mäßige Vergrößerung. Die Vakuole hat jedoch ein so energisches Bestreben zu wachsen, daß der Protoplasmakörper dasselbe nicht zu hindern vermag: das Bläschen sprengt die Hülle und dringt in die Eisubstanz vor. Es ist vielleicht nicht ohne Wichtigkeit, daß, streng genommen, erst von diesem Moment an der Sperma-

kern sich wirklich im Ei befindet[1]). Häufig bleibt ein Teil des Bläschens im Mantel zurück und hängt nun mit dem ausgetretenen Teil durch einen stark eingeschnürten Hals zusammen, indem die Öffnung der Hülle, nachdem der Druck beseitigt ist, sich wieder zu schließen sucht (Fig. 12 und 13). Noch an ziemlich großen Kernen, deren Protoplasmakörper bereits stark rückgebildet ist, ist an dem kugeligen Kernbläschen nicht selten eine stielförmige Ausbuchtung sichtbar, die in eine Vertiefung jenes Körpers hineinragt (Fig. 16). In anderen Fällen trennt sich der Kern viel früher von seiner Hülle und kann sich beträchtlich von derselben entfernen. Eine anfangs tiefe und nach Innen sich kugelig erweiternde Aushöhlung in der letzteren bezeichnet die Stelle, wo der Kern seine Lage hatte und sich seinen Weg nach außen bahnte. Während des Wachstums der beiden Geschlechtskerne nimmt der Protoplasmakörper des Spermatozoons sehr rasch an Größe ab, ohne daß man, wenigstens an meinen Präparaten, nachweisen kann, was aus seiner Substanz wird. Zur Zeit, wo die beiden Kerne ihre volle Größe erreicht haben, ist nur selten noch etwas von ihm übrig; ein einziges Mal sah ich einen spärlichen Rest in einem Ei, in welchem die erste Furchungsspindel sich ausbildete, einmal schien mir ein solcher sogar in einer der beiden ersten Furchungskugeln noch vorhanden zu sein. So lange noch ein Rest sichtbar ist, zeichnet sich derselbe durch seine Färbbarkeit aus und ist stets gegen das Protoplasma des Eies scharf abgegrenzt.

Hier ist wohl der geeignete Ort, um die Stellung zu begründen, die ich nach meinen Beobachtungen gegenüber der von Zacharias (9) für das Ei von Asc. meg. aufgestellten Befruchtungslehre einnehmen muß. Zacharias behauptet, daß die von van Beneden als Pronuclei erkannten Kerne nicht solche, sondern bereits konjugierte Kerne, halbe erste Furchungskerne seien, dadurch entstanden, daß sich je ein weibliches Element mit einem männlichen verbindet und so zwei halb männliche, halb weibliche Kerne sich bilden, deren Selbständigbleiben bis zu ihrem Eintritt in die erste Furchungsspindel nun nichts Auffallendes mehr hat. Zacharias giebt zwar zu, daß auch wahre Geschlechtskerne im Ascaridenei auftreten können; allein diese sollen stets in der an

1) Kultschitzky (22) legt auf diesen Punkt großes Gewicht.

anderen Eiern konstatierten Weise zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern verschmelzen.

Ich wiederhole hier, was ich schon in einem Nachtrag zum ersten Heft dieser Studien ausgesprochen habe: daß ZACHARIAS einen Beweis für seine Behauptungen nicht beigebracht hat. Seine Zeichnungen demonstrieren den Austausch der Elemente zur Bildung zweier halb männlicher, halb weiblicher Kerne nicht, und wie er „auf das bestimmteste" versichern kann, daß, wenn Geschlechtskerne entstehen, diese stets zu einem typischen ersten Furchungskern verschmelzen, verstehe ich nicht. Denn er hat doch auch, wie andere Beobachter, nur abgetötete Eier untersucht und kann es also einem sich selbständig weiter entwickelnden Kern nicht ansehen, ob derselbe ein nach seinem Modus bereits konjugierter oder ein Geschlechtskern ist.

Schon an jenem Ort habe ich betont, daß ich unter allen Eiern, die mir zu Gesicht gekommen sind — und deren Zahl ist eine sehr große — nur äußerst wenige (etwa zehn) mit einem einheitlichen ersten Furchungskern angetroffen habe, sonst nur solche mit zwei Kernen, die bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel selbständig bleiben. Müßte man nun nach ZACHARIAS erwarten, daß in denjenigen meiner Eier, die im Moment der Entstehung der beiden Kerne abgetötet worden sind, in außerordentlich überwiegender Zahl die Doppelbefruchtung zu konstatieren wäre, so kann ich thatsächlich umgekehrt in allen diesen Eiern mit voller Sicherheit feststellen, daß wahre Vorkerne sich bilden. Und auf diesen Punkt will ich hier noch mit einigen Worten eingehen. Zu der Zeit, wo nach ZACHARIAS der Austausch der chromatischen Elemente zur Bildung der beiden halben Furchungskerne stattfinden müßte, und dies wäre auf jenem Stadium, wo die Elemente noch nicht begonnen haben, Fortsätze zu treiben, liegen in allen meinen Präparaten die männlichen Elemente, umschlossen von ihrem Protoplasmakörper, im Zentrum des Eies, die weiblichen nahe an der Oberfläche. In dieser gegenseitigen Lagerung nehmen die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Entstehung. Eine Umgruppierung der Elemente, wie sie ZACHARIAS postuliert, ist vollkommen ausgeschlossen. Später behält der Eikern seine oberflächliche Lage in der Regel bei und der Spermakern ist nun infolge seiner Wanderung gegen die Peripherie gewöhnlich noch weiter von ihm entfernt als im Anfang. Aber auch wo die männlichen Elemente sich gegen die weiblichen hinbewegt haben, wie ein solcher seltener Fall in Fig. 16 dargestellt ist, läßt sich doch mit

Sicherheit angeben, daß wir es nicht mit kopulierten Kernen, sondern mit Ei- und Spermakern zu thun haben. Einerseits sind nach den oben ausführlich besprochenen Charakteren die beiden Kerne an sich auf diesem Stadium leicht zu erkennen: der Eikern an seiner eingeschnürten Vakuole und der symmetrischen Verteilung der Elemente in den beiden Kernhälften, der Spermakern durch den Mangel dieser Eigenschaften. Außerdem aber müssen die an den einen Kern herantretenden Verbindungsfasern und der dem andern angeschmiegte färbbare Protoplasmakörper jeden Zweifel an der Natur der beiden Kerne beseitigen.

Ich halte mich nach dem Gesagten für berechtigt zu dem Schluß, daß der von Zacharias behauptete Befruchtungsmodus, wenn er, was ich mir zu bezweifeln erlaube, wirklich vorkommt, als ein Ausnahmsfall anzusehen ist, dem jede prinzipielle Bedeutung abgesprochen werden muß.

Im Vorstehenden ist bereits erwähnt, daß eine Verschmelzung der beiden bläschenförmigen Gerüstkerne zu einem gleichartigen ersten Furchungskern im Ei von Ascaris megalocephala vorkommen kann. Dieser Modus der Kernvereinigung ist von Nussbaum (2), Carnoy (6), Zacharias (9) und mir (10) beobachtet worden, und ich möchte fast glauben, daß auch van Beneden, obgleich er an verschiedenen Stellen seines Werkes das Gegenteil versichert, typische erste Furchungskerne gesehen hat. Wenigstens heißt es auf pag. 9 seiner Abhandlung über den weiblichen Geschlechtsapparat von Ascaris megalocephala: „Les oeufs arrivés au voisinage du vagin n'ont pas encore subi la première segmentation; la plupart d'entre eux montrent deux pronucleus bien apparents dans le globe vitellin rétracté. Quelques-uns laissent apercevoir, à la place des deux pronucleus, le premier noyau embryonnaire formé aux dépens des deux pronucleus." Vielleicht hat van Beneden auf Grund seiner späteren Resultate diese früheren Beobachtungen wieder in Zweifel gezogen und im Sinne einer bloßen sehr dichten Aneinanderlagerung der beiden Geschlechtskerne aufgefaßt[1]).

---

1) In einer neuen, gemeinschaftlich mit A. Neyt veröffentlichten Arbeit van Beneden's (14) ist übrigens die Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern als seltenes Vorkommnis (3 °/₀ der beobachteten Eier) zugegeben.

Es scheint, daß verschiedene Weibchen hinsichtlich der Vereinigungsart der Geschlechtskerne ihrer Eier sich verschieden verhalten, daß bei manchen fast ausschließlich eine Vereinigung der Kerne erst in der Spindel, bei anderen schon im Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst vorkommt. Denn während van Beneden und ich fast nur den ersteren Modus beobachtet haben, scheint Nussbaum (2) umgekehrt nur die Entstehung eines bläschenförmigen Furchungskerns gesehen zu haben. Dieser Forscher bildet ein Stadium ab, wo der erste Furchungskern eben in Bildung begriffen ist; derselbe ist hantelförmig eingeschnürt und läßt so noch den Anteil, den die beiden Geschlechtskerne an seiner Bildung nehmen, feststellen. Ganz ähnlich konnte ich selbst den Vereinigungsvorgang in drei verschiedenen Stadien beobachten, die ich in Fig. 52—54 (Taf. XXI) abgebildet habe. In der ersten Figur sieht man die beiden Kerne an dem einen Ende zu Spitzen ausgezogen, die sich gegeneinander neigen und mit ihren Enden sich berühren. Das nächste Stadium zeigt diese Berührungsstelle etwas vergrößert. Es macht mir den Eindruck, als seien in dem Bereich, in dem die Kerne aneinander liegen, die Membranen schon geschwunden und also bereits eine Kommunikation der beiden Vakuolen vorhanden. In dem dritten Ei endlich ist die Kommunikation eine weite geworden; hier liegt ein einheitlicher erster Furchungskern vor, der nur durch seine Form noch die Bildung aus zwei Kernen verrät.

Die drei Präparate sprechen für die Annahme, daß von den Membranen der beiden Kerne bei der Verschmelzung nur ein ganz kleiner Teil, oder, noch wahrscheinlicher, überhaupt nichts aufgelöst wird, daß vielmehr in jeder Membran da, wo sie zunächst mit einer feinen Spitze die andere berührt, durch Dehiscenz eine anfangs sehr kleine Öffnung entsteht, deren Ränder mit denen der anderen verschmelzen, so daß die beiden Membranen nun eine einheitliche geschlossene Lamelle darstellen. Der Vorgang wäre analog dem so häufigen embryogenetischen Prozeß, wo zwei epithelial begrenzte Hohlräume miteinander in Kommunikation treten. Die beiden Kernhälften stehen zunächst nur durch eine sehr enge Öffnung in Verbindung, und der Furchungskern erinnert dadurch an den jungen Eikern. Wie dieser rundet er sich erst allmählich zur Kugel ab. Mit dieser Anschauung, wonach die Membranen von Ei- und Spermakern ganz in die des ersten Furchungskerns eingehen, stimmt auch das Verhalten, welches die chromatische Substanz bei der Verschmelzung beobachten läßt, überein. Diese

Substanz überzieht in den beiden Geschlechtskernen die Innenfläche der Membran in Form eines gleichmäßig verteilten dichten Retikulums. Würden die Membranen in größerer Ausdehnung bei der Verschmelzung aufgelöst, so müßte wohl in dem Stadium der Fig. 53 und 54 die chromatische Wandschicht beider Kerne, soweit sie an diesem Teil der Membran ihre Lage hatte, den Raum des einheitlichen Kerns als Scheidewand durchziehen. Davon ist jedoch keine Spur zu sehen; der Furchungskern, auch wenn er noch aus zwei scharf voneinander abgesetzten Hälften besteht, zeigt gerade so, wie Ei- und Spermakern, nur an seiner Membran ein gleichmäßig entwickeltes Gerüst. Es scheint demnach, daß bei der Eröffnung der beiden Kernräume gegeneinander das Gerüst eines jeden Kerns seiner Membran folgt, daß es also wie diese aus der geschlossenen Kugel- oder Eiform allmählich in die einer Halbkugel übergeht. Dabei kommen die beiden Gerüste mit ihren so entstehenden freien Rändern miteinander in Berührung und scheinen nun zusammen eine einfache kontinuierliche Rindenschicht darzustellen.

Auch Zacharias (9) hat die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne näher beschrieben und in Fig. 21 (Taf. X) abgebildet. Allein es kann meines Erachtens gar keinem Zweifel unterliegen, daß diese Figur die erste Furchungsspindel im Stadium des Dyaster (Flemming), wo die Enden der Schwesterfäden noch miteinander zusammenhängen, darstellt. Sie ist zwischen die Fig. 33 und 34 des genannten Forschers einzureihen.

Von den Veränderungen, die der bläschenförmige erste Furchungskern bis zur Ausbildung der Spindel erleidet, habe ich nur ein einziges Stadium gesehen, das in Fig. 55 (Taf. XXI) abgebildet ist. Der Kernraum ist beträchtlich geschrumpft, die Membran wenigstens an einzelnen Stellen noch deutlich nachweisbar; an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns erkennt man die Spindelpole mit ihren Strahlungen. Das Kerngerüst hat sich zu homogenen Fäden kontrahiert, deren Zahl wegen der dichten Aneinanderlagerung nicht bestimmt werden kann, aber wohl sicherlich vier beträgt. Denn wir wissen durch die Untersuchungen von Nussbaum und Zacharias, daß aus dem einheitlichen ersten Furchungskern stets vier Schleifen hervorgehen. Ist die karyokinetische Figur, die auf diese Weise entsteht, einmal völlig ausgebildet, so läßt sie sich von jener, die aus den nicht verschmolzenen Geschlechtskernen sich aufbaut und die nach van Benedens Entdeckung gleichfalls stets vier Schleifen enthält, nicht mehr unter-

scheiden. Die Entstehung der Teilungsfigur nach diesem letzteren Modus bildet in meinen Präparaten die fast ausschließliche Regel und soll, soweit die Kerne daran beteiligt sind, im Folgenden besprochen werden.

Das Wesentliche und fundamental Wichtige an diesem Vorgang liegt in der Entdeckung van Beneden's, daß die beiden Vorkerne, jeder für sich allein, alle die Umwandlungen durchmachen, welche wir sonst an Kernen, die sich zur Teilung vorbereiten, beobachten. Aus dem Gerüst eines jeden Kerns entstehen zwei Schleifen, die erst in der Spindel zu einer einheitlichen Figur vereinigt werden.

Kann ich in diesem Hauptpunkt die Resultate van Beneden's vollkommen bestätigen [1]), und zwar auch an Eiern, gegen die der Einwand, daß sie krankhafte Veränderungen erlitten hätten, nicht erhoben werden kann (siehe Einleitung), so muß ich dem Detail seiner Angaben in verschiedener Hinsicht widersprechen. Für van Beneden ist ja, wie wir oben gesehen haben, das Chromatin eine chemische Substanz, die ein achromatisches, an sich von dem Retikulum der Zellsubstanz nicht unterschiedenes Gerüst imbibiert, sich in demselben ausbreitet und dasselbe auch wieder verläßt. So beruht nach seiner Anschauung die Ausbildung des Knäuels darauf, daß das Chromatin, welches bisher ziemlich gleichmäßig in dem Netzwerk der Kernmembran verteilt war, sich nun auf einzelne Stränge dieses Gerüsts zusammenzieht, während die anderen achromatisch zurückbleiben. Meine Untersuchungen dagegen, sowohl über die Entstehung, als auch über die Auflösung des Kerns, führen mich zu dem Resultat, daß das Kerngerüst, ob chromatisch oder achromatisch, einen völlig selbständigen, eigenartigen Bestandteil der Zelle darstellt, der zwar seine Form sehr mannigfach verändert, in jeder Form aber die gleiche Konstitution bewahrt [2]).

---

1) Von besonderer Wichtigkeit in dieser Beziehung sind die Untersuchungen Carnoy's (6), der nicht nur bei Asc. meg., sondern auch bei einer Reihe anderer Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. — Für Asc. meg. hat neuerdings auch Kultschitzky (22) die Entdeckung van Beneden's bestätigt.

2) Damit soll jedoch keineswegs behauptet werden, daß nicht in manchen Kernen noch ein zweites (achromatisches) Gerüst unabhängig von jenem ersteren und vielleicht mit dem Retikulum der Zellsubstanz identisch bestehen könne.

Nachdem in den beiden Kernen das Gerüst sich gleichmäßig an der Peripherie verteilt hat, nehmen dieselben ohne Zweifel noch an Größe zu, ehe die Bildung des Knäuels beginnt. Wenigstens gestatten die Differenzen, die sich in der Größe der ruhenden Kerne von einem Ei zum andern beobachten lassen, kaum eine andere Erklärung.

Ei- und Spermakern eines und desselben Eies sind meistens von gleicher Größe und repräsentieren völlig oder doch nahezu die gleiche Entwicklungsstufe. Die ersten Anzeichen, daß die chromatische Substanz sich wieder in kompakte Körper kontrahieren will, geben sich darin zu erkennen, daß einzelne Fädchen des Kerngerüstes unter den benachbarten durch ihre Stärke auffallen. Schon am Eikern der Fig. 18 nehmen wir die ersten Spuren dieser Strukturveränderung wahr, während im Spermakern ein ziemlich gleichmäßig entwickeltes Gerüst vorliegt. Diese Verstärkung einzelner Gerüstbalken tritt nicht auf kurze Strecken, etwa zwischen zwei Knotenpunkten, regellos bald da, bald dort auf, sondern von Anfang an sieht man ziemlich lange Stränge des Gerüsts gleichmäßig verdickt und in vielfach winkelig geknicktem Verlauf der Kernmembran folgen. Es ist die Regel, daß eine solche verstärkte Partie des Retikulums, soweit sie verfolgt werden kann, als eine einfache Linie verläuft; nur sehr selten sieht man in einem Punkt drei solche Züge zusammenstoßen. Wie die Verdickung entsteht, das ist auf dem vorliegenden frühesten Stadium kaum zu sagen. Denn die Konstitution des Kerngerüsts ist durch die beschriebene Veränderung nicht wahrnehmbar alteriert; die verdickten Stränge nehmen in gleicher Weise Anteil an der Bildung der einzelnen Maschen des Retikulums wie die anderen Fädchen. Erst etwas spätere Stadien lassen feststellen, daß die Zunahme einzelner Gerüststränge auf Kosten der übrigen vor sich geht, indem jeder Faden, der einmal ein geringes Übergewicht über die benachbarten gewonnen hat, allmählich das ganze Netzwerk seiner Umgebung in sich aufsaugt. Dieser Vorgang wird durch die Figuren 19 und 20 sehr anschaulich gemacht. Ungefähr in der Mitte zwischen zwei verdickten Strängen erfährt das zwischen denselben ausgespannte Gerüst eine vollständige Unterbrechung, womit gleichsam wie durch eine Wasserscheide für jeden Faden ein bestimmtes Stromgebiet abgegrenzt wird. Jedem Hauptstrang hängt so auf beiden Seiten ein bald ausgedehnteres, bald nur spärliches anastomosierendes Fadenwerk an, das mit zunehmender Verdickung des ersteren immer schwächer wird und in Fig. 20 nur noch aus kurzen ein-

fachen Seitenzweigen besteht. Ob das Fadenwerk, das durch diese Umformung aus dem Kerngerüst entstanden ist, einen einfachen kontinuierlichen Knäuel darstellt oder aus mehreren getrennten Abschnitten besteht, konnte ich auf diesem Stadium nicht feststellen. Die einzelnen Abschnitte, die man bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns verlaufen sieht, sind von ziemlich gleichmäßiger Stärke und vielfach in der unregelmäßigsten Weise geschlängelt und geknickt. Wo früher ein Gerüstknoten bestand und jetzt noch die letzten Reste des Retikulums als kurze Seitenäste aufsitzen, läßt sich meist eine sehr scharfe winklige Biegung konstatieren. Stellt man den größten Durchschnitt des Kerns ein, so erkennt man, daß die einzelnen Abschnitte nicht durchaus der Innenfläche der Kernmembran angeschmiegt sind, sondern daß sie zum Teil in geringer Entfernung von derselben verlaufen. So kann es vorkommen, daß man bei der Oberflächenansicht (Fig. 20) zwei Fäden, resp. verschiedene Strecken eines Fadens sich kreuzen sieht, indem der eine eine oberflächliche, der andere eine tiefere Lage innehat.

Sind die letzten Seitenästchen völlig eingezogen, so bestehen die weiteren Veränderungen wesentlich in einer Kontraktion: der Faden wird kürzer und dicker. Bei diesem Vorgang werden die zahlreichen Biegungen und Knickungen immer mehr ausgeglichen; zunächst verschwinden die letzteren und der Faden erhält einen sanft geschlängelten Verlauf. Es ist selbstverständlich, daß derselbe bei dieser Kontraktion gleitende Bewegungen ausführen muß. Dabei behält er nicht immer mit allen seinen Teilen die oberflächliche Lage bei, sondern nicht selten zieht ein Abschnitt, anstatt den Umweg an der Membran einzuschlagen, mitten durch den Binnenraum der Vakuole. In Fig. 21 sind von beiden Kernen nur die oberen Hälften gezeichnet; in dem links gelegenen Kern sieht man einen Faden von der Oberfläche in einem ziemlich scharfen Winkel abbiegen und in die Tiefe steigen. In Fig. 22 ist in dem höher gelegenen Kern die ganze chromatische Substanz eingezeichnet, in dem tieferen gleichfalls, soweit sie nicht durch den anderen Kern verdeckt ist. Auf diesem Stadium kann ich meist zwei vollkommen voneinander getrennte, ungefähr gleich lange Fäden in jedem Kern nachweisen. In dem oberen Kern der citierten Figur lassen sich dieselben deutlich verfolgen. Es ist bemerkenswert, daß in diesem Kern, der seiner Lage nach mit großer Wahrscheinlichkeit als der Eikern bezeichnet werden kann, jeder Faden nur in der einen Kernhälfte verläuft; man kann den

Kern so in zwei Halbkugeln zerlegen, daß in einer jeden nur Teile eines und desselben Fadens sich finden. Es erinnert dieses Verhalten an die Entstehungsgeschichte des Eikerns, wo wir ja gleichfalls jede Kernhälfte nur von dem einen Element mit Beschlag belegt fanden. In dem anderen Kern ist eine solche Halbierung nicht möglich.

An jenen Präparaten, die ich nach allen Anzeichen für die am besten konservierten halten muß, erscheint der Kernfaden parallel konturiert, vollkommen homogen und gleichmäßig chromatisch. Ich muß dies im Gegensatz zu van Beneden und Zacharias hervorheben, welche an dem Knäuel eine rosenkranzartige Struktur haben erkennen können, die besonders bei dem letztgenannten Autor in einer ganz erstaunlichen Schärfe und Regelmäßigkeit sich gezeichnet findet. An einem Teil meiner Präparate sehe ich allerdings etwas Ähnliches: der Faden zeigt in unregelmäßiger Weise abwechselnd dickere und dünnere Abschnitte, ohne daß in den letzteren das Chromatin völlig unterbrochen wäre. Allein, daß der Knäuel in diesen Eiern schlechter erhalten ist als in jenen, wo derselbe in der beschriebenen und gezeichneten Weise als ganz gleichmäßig dicker Faden ohne jegliche erkennbare Struktur vorliegt, dafür spricht sehr entschieden der Umstand, daß ich an solchen Präparaten fast stets die Kernvakuole unregelmäßig geschrumpft und den Faden selbst in eigentümlicher Weise verzerrt und geknickt fand. Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die von van Beneden und Zacharias konstatierte Struktur, selbst wenn sie nur infolge einer mangelhaften Konservierung sichtbar würde, in irgend einer Eigentümlichkeit des Kernfadens ihren Grund haben muß. Es fragt sich nur, in welcher Weise man sich eine solche vorzustellen hat. Man könnte versucht sein, die einzelnen verdickten Abschnitte als selbständige Bestandteile des Fadens aufzufassen, in ihnen die „Elemente“ des Kerngerüstes zu sehen und die Fäden nur als Ketten solcher Individuen ohne selbständige morphologische Bedeutung zu betrachten. Gegen diese Auffassung der Anschwellungen, die wahrscheinlich das Gleiche sind wie die Pfitzner'schen Körner in den Kernen der Salamanderzellen, muß ich mich mit Entschiedenheit aussprechen, wenigstens für Ascaris megalocephala, soweit ich hier aus eigener Erfahrung und nach den Angaben von van Beneden und Zacharias urteilen kann. Eine solche Anschauung scheint mir nämlich mit dem Verhalten, welches die verdickten Abschnitte in verschiedenen Stadien der Kontraktion der Schleifen erkennen lassen, ganz unverträglich

zu sein. Wären es selbständige Unterabteilungen, wodurch die Einkerbungen der Fäden verursacht werden, so müßten dieselben wohl, wenn der Faden sich verkürzt und entsprechend an Dicke zunimmt, nicht in ihrer Zahl sich ändern, sondern einen Wechsel ihrer Form erleiden. Sind sie anfangs Kugeln, so müßten sie nach der Kontraktion als in der Längsrichtung des Fadens abgeplattete und im Querschnitt entsprechend verbreiterte Scheiben sich darstellen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Der Faden mag lang und dünn oder kurz und dick sein, die Anschwellungen, stets in einfacher Reihe aufeinander folgend, sind immer annähernd kugelig, dort klein und zahlreich, hier groß und in geringer Zahl vorhanden. So kann ich in einem Faden der Fig. 24 (Taf. X) von ZACHARIAS 104 Körner zählen, während eine der vollkommen kontrahierten Schleifen, wie sie in Fig. 30 die Äquatorialplatte der Spindel bilden, deren nur 18 enthält. Die Abhängigkeit der Anschwellungen von der Form des Fadens, die sich in diesem Verhalten ausspricht, tritt noch viel klarer in solchen Fällen zu Tage, in denen der Faden in verschiedenem Bereich einen wechselnden Durchmesser besitzt, so besonders auf späteren Stadien, wo sehr häufig jede Schleife an ihren Enden klobig anschwillt, während sie sich in der Mitte entsprechend verdünnt. Hier werden die einzelnen kugeligen Abschnitte, die vorher in dem gleichmäßig dicken Faden durchaus von einer Größe waren, in dem mittleren Bereich wieder kleiner und zahlreicher, während sie an den Enden, der Verdickung des Fadens genau proportional, an Volumen gewinnen. Ich glaube, diese Thatsachen lassen sich mit der Annahme, daß den Anschwellungen eine bestimmte morphologische Wertigkeit zukomme, nicht vereinigen. Viel größere Wahrscheinlichkeit scheint mir die Vermutung für sich zu haben, daß wir in der segmentalen Struktur der Chromatinfäden einen eigentümlichen Kontraktionszustand zu erkennen haben, der vielleicht mit der Bewegung der Fäden in Zusammenhang steht. So ließe es sich am besten verstehen, wie diese Anordnung bald aufs deutlichste ausgeprägt sein kann, während sich an anderen Präparaten nicht die geringste Spur davon nachweisen läßt. Daß diese Erklärung auch für andere Objekte, an denen eine ähnliche Struktur nachgewiesen worden ist, ausreichend sei, behaupte ich nicht.

Noch in einem zweiten Punkte kann ich mich den Angaben von VAN BENEDEN und ZACHARIAS nicht unbedingt anschließen. Beide Forscher haben in jedem Kern zunächst einen kontinuierlichen Knäuel nachweisen können, der sich erst später in zwei Schleifen

segmentiert. Ich selbst habe einen ununterbrochenen Kernfaden nie gesehen, obgleich ich frühere Stadien als die beiden genannten Forscher analysiert habe. Denn meine Fig. 22, in der ich zwei völlig getrennte Fäden mit Sicherheit nachweisen kann, repräsentiert eine viel jüngere Phase des Knäuels, als ZACHARIAS' Fig. 27 (Taf. X) und VAN BENEDEN's Fig. 11 (Taf. XIX[bis]), die frühesten Bilder, in denen diese Autoren das gesamte chromatische Material der Kerne darstellen. Zunächst folgt also aus meinen Präparaten, daß die Segmentierung schon viel früher eintreten kann, als jene Forscher dies angeben. Bedeutungsvoller scheint mir eine zweite Thatsache zu sein. Ich habe häufig beobachtet, daß die zwei Fäden mit ihren Enden dicht aneinander liegen, so daß nur eine schmale achromatische Unterbrechung (ich kann nicht sagen, ob ein geformtes achromatisches Verbindungsstück) erkennen läßt, daß kein kontinuierlicher Knäuel mehr vorliegt. Man wird diese Bilder so deuten, daß hier der Faden gerade im Begriff sei, sich zu segmentieren, oder daß die Spaltung soeben beendet sei.

Und diese Erklärung ist gewiß richtig, wenn es überhaupt feststeht, daß jemals ein einziger Faden vorhanden ist. Dies scheint mir jedoch durchaus nicht erwiesen zu sein. Nach meinen Präparaten ist die Möglichkeit offen zu halten, daß in einem nur scheinbar einheitlichen Faden doch von Anfang an die zwei Elemente bereits völlig gesondert bestehen und nur miteinander verklebt sind. Gegen diese Annahme können auch die Präparate von VAN BENEDEN und ZACHARIAS nichts beweisen; denn daß die Unterbrechung, die ich in meinen Präparaten habe auffinden können, an den in regelmäßigen Abständen stark eingeschnürten Fäden, die den genannten Autoren vorgelegen haben, sich kaum wird nachweisen lassen, ist einleuchtend. Wir werden unten in den Kernen der beiden ersten Furchungskugeln ein sehr schönes Beispiel dafür kennen lernen, daß die einzelnen chromatischen Elemente mit von Anfang an völlig freien Enden aus dem Kerngerüst hervorgehen können, daß also der kontinuierliche Knäuel — mag er nun wirklich oder nur scheinbar einheitlich sein — kein wesentliches Moment der Karyokinese darstellt.

Während die zwei Elemente eines jeden Kernes sich immer mehr verkürzen, zeigen sich Veränderungen der Vakuole, welche schließlich zu deren völligem Verschwinden führen. Nach den verschiedenen Bildern, die ich von diesen Veränderungen gesehen habe, kann ich es mir nicht anders erklären, als daß die Auflösung des Kernbläschens nicht stets in der gleichen Weise erfolgt. In

einzelnen Kernen sieht man, ohne daß sich irgend eine Veränderung oder Unterbrechung der Membran nachweisen ließe, den anfangs ganz lichten Kernraum von einer immer dichteren Substanz erfüllt, die sich schließlich von der umgebenden Zellsubstanz nicht mehr unterscheidet (Fig. 24); dann erst verschwindet die Membran, und nun zeigt die Umgebung der chromatischen Elemente nicht den geringsten Unterschied von der übrigen Zellsubstanz. In anderen Fällen geht der Auflösung der Vakuole eine Schrumpfung derselben vorher. Man findet die beiden Kernfäden auf einen engen Raum zusammengeknäuelt und die Membran den Umrissen derselben dicht angeschmiegt (Fig. 25). Der Binnenraum des Bläschens ist (an den Alkoholpräparaten) noch ebenso hell und strukturlos wie auf früheren Stadien. Diesem Verhalten entsprechen als Folgestadien vielleicht jene Bilder, wo man nach völliger Auflösung der Membran die chromatischen Elemente von einem hellen Hof umgeben sieht (Fig. 37, Taf. XX), der jedoch bald verschwindet.

Das Endresultat ist also stets das gleiche: die Kernfäden kommen direkt in gewöhnliches Protoplasma zu liegen.

Was aus den Nucleolen wird, konnte ich nicht ermitteln. So viel scheint mir sicher zu sein, daß sie nicht in den Knäuel aufgenommen werden. Denn auch wenn die beiden Elemente schon nahezu ihre definitive Form angenommen haben, lassen sich die Kernkörperchen getrennt von jenen nachweisen (Fig. 23 und 24). Es ist also sehr wahrscheinlich, daß sie bei der Auflösung des Bläschens in die Zellsubstanz gelangen, wo sich ihre weiteren Schicksale nicht mehr verfolgen lassen.

Werfen wir noch einen Blick zurück auf die Lage, welche die beiden Kerne, seit ihrer völligen Ausbildung, im Ei und gegeneinander einnehmen, so ergeben sich in dieser Hinsicht sehr beträchtliche Schwankungen. Die Kerne liegen bald nach Möglichlichkeit im Zentrum des Eies und sind dann häufig so dicht aneinander geschmiegt, daß sie sich gegenseitig abplatten, und die trennende Scheidewand zwischen beiden Bläschen nur aus den beiden Membranen gebildet sein kann, bald liegen sie der Oberfläche nahe und können dann ebenfalls bis zur Berührung benachbart sein, aber auch weit voneinander entfernt liegen. Die Fälle enger Ananeinderlagerung legen die Frage nahe, wie es denn kommt, daß die beiden Kerne nicht verschmelzen, nachdem doch eine Vereinigung der Geschlechtskerne im Bläschenzustand im Ei von Ascaris meg. konstatiert ist. Ohne daß hierauf vor der Hand eine bestimmte Antwort möglich ist, scheint mir doch die Vermutung

einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß die Verschmelzung nur so lange vor sich gehen kann, als die Kerne in ihrer Ausbildung begriffen sind, daß dieselbe dagegen nicht mehr stattfinden kann, wenn das Gerüst sich wieder zu kontrahieren beginnt. Es ist mir kein Fall bekannt, daß zwei Kerne in den Anfängen der Knäuelphase oder in noch späteren Stadien sich vereinigen. Daß die Konjugation der bläschenförmigen Ei- und Spermakerne in meinen Präparaten so selten ist, ließe sich dann einfach so erklären, daß die beiden Kerne, solange eine Verschmelzung möglich ist, in der Regel zu weit voneinander entfernt sind.

Wie die Lage der Geschlechtskerne selbst, so ist nach deren Auflösung die der beiden Schleifenpaare eine sehr variable. Außerdem zeigen sich in verschiedenen Eiern gewisse Differenzen in der Entwickelungsphase der beiden Schleifen zur Zeit der Kernauflösung. In Fig. 24, wo das Kernbläschen noch besteht, haben die Elemente schon nahezu die Form, die wir später in der ersten Furchungsspindel an ihnen wahrnehmen werden; in Fig. 50 (Taf. XXI) dagegen erscheinen sie noch als relativ lange Fäden, obgleich von der Vakuole keine Spur mehr sichtbar ist. Noch auffallender tritt diese Differenz hervor, wenn ich die Zeichnungen von Zacharias vergleiche, wo sogar die noch kontinuierlichen Knäuelfäden direkt in der Zellsubstanz liegen. Von der definitiven Form, welche die Elemente vor ihrem Eintritt in die Spindel erreichen, läßt sich allgemein folgendes sagen. Während jeder Faden anfänglich in ganzer Ausdehnung den gleichen kreisförmigen Querschnitt aufweist, macht sich bei fortschreitender Verkürzung eine Änderung bemerkbar derart, daß nur die Enden der Elemente auf kürzere oder längere Strecke diesen Querschnitt bewahren, der mittlere Abschnitt dagegen die Form eines Bandes annimmt (Fig. 24). Sieht man auf die Breitseite dieses Abschnitts, so tritt die Differenz zwischen seiner Form und der der Enden nur sehr wenig oder gar nicht hervor. Erblickt man aber den bandförmigen Abschnitt der Schleife von seiner schmalen Seite, so erscheinen die Enden als keulenförmige Anschwellungen von größerer oder geringerer Mächtigkeit. In der Regel besitzt jedes Element eine scharf ausgeprägte winkelige Biegung; dieser Schleifenwinkel ist meist dem einen Ende beträchtlich genähert; manchmal tritt er kaum hervor. Neben diesem Winkel kann jedes Element noch sanftere Krümmungen in wechselnder Zahl und Richtung aufweisen. Das Volumen der vier Schleifen ist, soweit sich dasselbe schätzungsweise feststellen läßt, ungefähr das gleiche. In der

gegenseitigen Lagerung der beiden aus jedem Kern hervorgegangenen Elemente läßt sich keine Gesetzmäßigkeit erkennen; ebensowenig tritt eine solche zur Zeit, wo die Vakuole noch besteht, hervor. Eine Rabl'sche „Pol- und Gegenpolseite", bedingt durch eine bestimmte Lage der Schleifenwinkel und Schleifenenden, existiert nicht [1]).

Wir haben in die Bildung des Eikerns stets zwei chromatische Elemente eingehen sehen; die gleiche Zahl ließ sich, wenn auch nicht immer mit Sicherheit, für den Spermakern konstatieren. Bei der Auflösung der Kerne gehen aus jedem zwei Elemente wieder hervor. Besteht zwischen diesen und jenen eine Kontinuität, d. h. ist jede Schleife dasselbe Individuum, welches früher als Stäbchen existiert hat? Wir müssen die Antwort auf diese Frage schuldig bleiben. Wir waren zwar bei Verfolgung der Ausbildung des Eikerns lange Zeit imstande, in dem chromatischen Gerüst die zwei Elemente getrennt nachzuweisen, indem jedes nur in der einen Hälfte der Vakuole sich ausbreitet; wir konnten auch im Knäuelstadium des Eikerns schon frühzeitig feststellen, daß zwei getrennte Elemente vorhanden sind und daß in jeder Kernhälfte nur Teile eines und desselben Fadens verlaufen. Allein in den zwischenliegenden Stadien konnte diese Zweiheit der chromatischen Substanz durchaus nicht nachgewiesen werden. Noch weniger gelang dieser Nachweis im Spermakern. Wir müssen also die Möglichkeit offen lassen, daß die chromatische Substanz, die in jeder Schleife enthalten ist, zum Teil aus dem einen, zum Teil aus dem andern der beiden Stäbchen stammt. Mit Sicherheit läßt sich dagegen behaupten, daß eine solche Umgruppierung wenigstens nicht notwendig ist. Dazu berechtigen uns jene Fälle, von denen ich oben schon gesprochen habe, wo jedes der beiden weiblichen Elemente einen selbständigen Kern bildet (Fig. 45 und 46, Taf. XXI). Es kommt vor, daß diese zwei halben Eikerne niemals miteinander verschmelzen; jeder tritt für sich in die Knäuelphase ein und

1) Wenn van Beneden und Neyt (14) neuerdings die Existenz eines „Polfeldes" im Sinne Rabl's an den beiden Geschlechtskernen beschreiben (p. 21) so bezweifle ich zwar nicht, daß eine derartige regelmäßige Kernstruktur unter Umständen vorkommen kann, muß aber auf Grund meiner Präparate und der nach denselben gefertigten Zeichnungen die allgemeine Gültigkeit eines solchen Verhaltens in Abrede stellen.

liefert eine einzige Schleife (Fig. 47, Taf. XXI). Hier kann also kein Zweifel bestehen: das Stäbchen, welches sich in das Kerngerüst auflöst, und die Schleife, die aus diesem hervorgeht, repräsentieren das nämliche chromatische Element. Von jenem wird nichts weggenommen zur Bildung einer anderen Schleife, zu dieser kommt kein Bestandteil eines anderen Stäbchens hinzu. Trotzdem hat das Element eine beträchtliche Umwandlung erfahren: es hat seine Form geändert und ist ungefähr auf das Doppelte seines früheren Volumens gewachsen, und wenn auch die neue Form vielleicht nur eine Folge des Wachstums ist, so ist doch die Vergrößerung eine unbestreitbare und sehr wesentliche Veränderung. Obgleich eine genaue Schätzung der Chromatinmenge in den verschiedenen Entwicklungsstadien des bläschenförmigen Kerns nicht möglich ist, läßt sich doch mit ziemlicher Sicherheit angeben, daß das Wachstum der chromatischen Substanz im Zustand des Gerüsts sich vollzieht. Denn einerseits nimmt das Kernbläschen, nachdem das Retikulum schon ganz an der Oberfläche konzentriert ist, noch an Größe zu, ohne daß dabei das Netzwerk feinfädiger und weitmaschiger würde, andererseits läßt sich schon in sehr frühen Knäuelstadien ermessen, daß die Menge der in dem Fadenwerk enthaltenen Substanz das Volumen der beiden Stäbchen bedeutend übertrifft.

Wir sind gewohnt, den bläschenförmigen Kern mit chromatischem Gerüst als etwas Selbstverständliches, als den notwendigen Ausgangspunkt für die Beurteilung der übrigen Kernzustände anzusehen und demgemäß die Frage nach der Bedeutung des Kreislaufs vom Gerüst des ruhenden Kerns durch die soliden chromatischen Elemente zum Gerüst zurück in die Form zu kleiden: Warum wandelt sich das Kernretikulum vor der Teilung in die kompakten Chromatinkörper um? — Wir können aber auch und vielleicht mit größerem Recht umgekehrt fragen: Warum bleiben denn die soliden Körper nicht von einer Teilung bis zur nächsten in dieser Form bestehen? Daß das Gerüst, der Teilung wegen, sich in die kompakten chromatischen Elemente kontrahiert, vermögen wir einzusehen; aber warum diese in das Gerüst übergehen, dafür fehlt uns bei unserer völligen Unwissenheit über die Wirkungsweise der chromatischen Substanz jeder Anhaltspunkt. Vermag dieselbe in ihrer kontrahierten Form ihre Funktionen nicht auszuüben? Wir wissen es nicht. Es wäre in diesem Dunkel von Wert, wenn auch nur e i n e spezifische Bedeutung des „ruhenden“ Kerns nachgewiesen werden könnte. Eine solche scheint mir nun

darin zu liegen, daß die chromatische Substanz nur im Zustand des Gerüstes zu wachsen vermag. In der That, die riesige Vermehrung des Chromatins im wachsenden Organismus scheint nur im Ruhestadium des Kerns vor sich zu gehen. Die chromatischen Elemente der karyokinetischen Figur, die aus dem ruhenden Kern sich bilden, sind im allgemeinen doppelt so groß als die Tochterelemente der vorhergegangenen Teilung; die kontrahierten Elemente aber vergrößern sich nicht mehr. Daß sie diese Fähigkeit überhaupt nicht besitzen, dafür sprechen jene seltenen Fälle, wo dieselben wirklich von einer Teilung bis zur nächsten ohne Einschaltung eines Gerüststadiums persistieren, nämlich in der Richtungskörperbildung vieler Eier. So läßt sich besonders klar bei Ascaris megalocephala verfolgen, wie die Tochterelemente der ersten Richtungsfigur direkt zu den Mutterelementen der zweiten werden, ohne die geringste Vergrößerung zu erfahren [1]), so daß die zweite Spindel nur halb so viel Chromatin enthält als die erste. Mag also das Ruhestadium des Kerns für die Rolle, welche das Chromatin in der Zelle zu spielen hat, von Bedeutung sein oder nicht, so dürfen wir wenigstens diese Form mit großer Wahrscheinlichkeit als notwendige Bedingung für den Fortbestand der chromatischen Substanz betrachten, indem dieselbe allem Anschein nach nur im Zustand eines feinen Retikulums, das sich in einer Vakuole der Zellsubstanz ausbreitet, zu assimilieren und zu wachsen vermag.

IV. Die Veränderungen in der Zellsubstanz während dieser Zeit.

Im vorigen Abschnitt haben wir die beiden Geschlechtskerne bis zu dem Punkt verfolgt, wo jeder derselben nur noch durch zwei chromatische Elemente repräsentiert wird, die, zur Teilung bereit, direkt im Protoplasma liegen. Außer diesen vier Schleifen liefern die beiden Kerne für die karyokinetische Figur keinen weiteren Bestandteil. Die ganze achromatische Teilungsfigur nimmt

---

1) Die gegenteilige Angabe van Beneden's beruht darauf, daß dieser Forscher beim Studium der Eireifung die zwei durch verschiedenen Chromatingehalt charakterisierten Eiarten des Pferdespulwurms vor sich gehabt und nicht unterschieden hat.

ihren Ursprung in der Zellsubstanz. Parallel mit den Umwandlungsphasen der Kerne gehen Veränderungen im Protoplasma einher, die schließlich zu dem bekannten Bild der achromatischen Kernspindel mit den beiden Polsonnen führen. An den bisher besprochenen Abbildungen sind dieselben nicht dargestellt, weil sie an den Alkohol-Essigsäure-Präparaten [1]), nach denen diese Figuren gezeichnet sind, nur sehr wenig hervortreten. Diese Veränderungen sollen nun im Zusammenhang geschildert werden, und zwar nach Präparaten, die in Pikrin-Essigsäure gehärtet sind, welche Konservierungsmethode mir in dieser Hinsicht die besten Resultate geliefert hat.

In den Arbeiten von NUSSBAUM (2), VAN BENEDEN (3) und ZACHARIAS (9), in denen die Teilung des Eies von Ascaris megalocephala behandelt wird, ist über die Entstehung der ersten Spindel nichts enthalten. Selbst VAN BENEDEN, der in seinem großen Werke die karyokinetischen Vorgänge bis ins kleinste Detail verfolgt, hat die achromatische Teilungsfigur erst nach ihrer völligen Ausbildung, d. h. nachdem die vier chromatischen Elemente bereits zur Äquatorialplatte vereinigt sind, wahrgenommen.

In dem Referat eines von mir am 3. Mai 1887 in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München gehaltenen Vortrags (10) ist zum ersten Mal beschrieben, wie von der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne an kontinuierliche Umwandlungen in der Zellsubstanz zur Bildung zweier körniger, mit je einem zentralen Körperchen ausgestatteter Kugeln führen, die schließlich durch das Zusammentreten mit den chromatischen Elementen die karyokinetische Figur erzeugen.

Kurz nachdem dieses Schriftchen verschickt worden war (zwischen dem 6. und 12. August), erschien im Moniteur Belge vom 20. August ein kurzer Bericht über „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division karyokinétique“, welche von E. VAN BENEDEN und A. NEYT (11) am 7. August der Kgl. belgischen Akademie vorgelegt worden waren. Eine ausführlichere Darstellung dieser Untersuchungen (14) gelangte am 20. Oktober in meine Hände. Die Resultate, zu denen die beiden genannten Forscher hinsichtlich der Entstehung der Teilungsfigur gelangen, stimmen mit den von mir an dem oben genannten Ort beschriebenen Befunden in den Hauptpunkten überein.

Die Konstitution der Zellsubstanz des Ascariden-Eies ist eine

1) 1 Teil Eisessig auf 100 Teile Alk. abs.

sehr komplizierte, und ich kann nicht behaupten, daß ich imstande gewesen wäre, dieselbe vollkommen zu analysieren. Was vor allem eine richtige Vorstellung erschwert, das sind die außerordentlich wechselnden Bilder, die man mit verschiedenen Reagentien, ja mit einem und demselben Reagens erhält. Seitdem ich diesen Verhältnissen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden begonnen habe, war es mir nicht möglich, auch nur einen lebenden Spulwurm zu erhalten, an dessen Eiern ich speziell hierauf gerichtete Konservierungsversuche hätte anstellen können. Ich beschränke mich daher auf die ganz allgemeine Angabe, daß nach den verschiedenen Präparaten, die ich gesehen habe, die Zellsubstanz aus einer homogenen Grundsubstanz gebildet wird, in der sich ein feinfädiges bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet. Zwischen diesem Fadenwerk sind in die Grundmasse größere und kleinere Dotterkörper, sehr kleine regellos zerstreute Körnchen und eine spezifische, je nach dem Entwicklungszustand des Eies körnige oder fädige Substanz eingelagert.

Was ich im Folgenden mitteile, bezieht sich fast ausschließlich auf diese letztere Substanz. Die übrigen Bestandteile der Zelle nehmen, wie es scheint, an dem Teilungsvorgang keinen aktiven Anteil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen verteilt. Ich schließe dies daraus, daß ich den verschiedenartigen Habitus, welchen die mit Reagentien behandelte Zellsubstanz darbieten kann, in allen Entwicklungsstadien des Eies und der beiden ersten Furchungskugeln in gleicher Weise nachweisen konnte.

In meinem oben citierten Vortrag (10) habe ich jene Substanz der Zelle, welche im Moment der Teilung die achromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt, „Protoplasma im engeren Sinn“, d. h. in der Beschränkung, welche Kupffer diesem Worte gegeben hat, genannt. Allein ich habe mir nachträglich klar gemacht, daß diese Bezeichnung aus zwei Gründen eine ungeeignete ist. Einmal muß ich mich den Ausführungen Flemming's[1]) anschließen, daß der Gebrauch des Wortes Protoplasma gegenwärtig ein so verschiedenartiger und demgemäß dieser Begriff ein so verschwommener ist, daß sich eine Beschränkung desselben auf einen einzelnen Zellenbestandteil kaum mehr durchführen läßt und zunächst jedenfalls nur Unklarheit und Verwirrung zur Folge haben muß. Sodann — und dies ist der gewichtigere

1) Flemming, Hauptwerk, p. 77 ff.

Grund — ist die Substanz, um die es sich hier handelt, mit dem Protoplasma Kupffer's nicht identisch. Denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig von derselben das oben bereits erwähnte und in Fig. 10 und 11 gezeichnete Retikulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet. Damit ist aber zugleich der von Flemming für Kupffer's „Protoplasma“ eingeführte Name: „Filarmasse“ und Hanstein-Strasburger's Bezeichnung: „Hyaloplasma“, ebenso wie die Leydig'sche Benennung: „Spongioplasma“ ausgeschlossen. Es ist möglich, daß diese vier Benennungen den Zellbestandteil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen; allein wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Teile von ganz verschiedenem Wert. Es ergiebt sich also das Bedürfnis nach einem neuen Namen, und so schlage ich gleich hier, um in der Folge alle Umschreibungen vermeiden zu können, den Ausdruck „Archoplasma“ vor, eine Bezeichnung, die bequem ist und zugleich durch ihre Ableitung von ἄρχων die Rolle, welche das zu beschreibende Plasma in der Zelle spielt, einigermaßen andeutet.

Der Nachweis, daß das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandteilen verschiedene Substanz ist, läßt sich durch eine Reaktion derselben auf die Pikrin-Essigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von Ascaris megalocephala ein, so verquellen alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält.

So klar und beweisend diese Reaktion aber auch ist, so hat dieselbe doch den großen Mangel, daß sich ihr Eintreten nicht willkürlich hervorrufen läßt. Denn die Reaktion ist nicht oder wenigstens nicht ausschließlich in einer Eigenschaft der Konservierungsflüssigkeit begründet, sondern wesentlich bedingt durch den Widerstand, den die Eihüllen dem Eindringen des Reagens entgegensetzen, und zwar kommt hier ganz besonders die innere Perivitellinschicht in Betracht. Während die Pikrin-Essigsäure in der von mir gebrauchten Zusammensetzung alle Eier, die diese innere Hülle noch nicht gebildet haben, ziemlich gleichartig konserviert, liefert sie von Eiern nach Ausscheidung dieser Substanz sehr verschiedene Bilder. Einzelne Präparate bewahren nahezu

das Aussehen lebender Eier, andere zeigen sehr deutlich das in die Grundsubstanz eingebettete Fadenwerk, bei anderen ist nur die Archoplasmastruktur erhalten. Eine Vergleichung der Fig. 38, Taf. XX, und 51, Taf. XXI, vermag eine Vorstellung zu geben, wie sehr zwei Eier des gleichen Muttertieres, die sich auf dem nämlichen Stadium befinden und die bis zur Glycerineinbettung miteinander genau den gleichen Prozeduren unterworfen worden sind, in ihrem Aussehen differieren können. Die Unterschiede lassen sich kaum anders erklären als dadurch, daß die Konzentration des Reagens, wenn dasselbe mit den einzelnen Eiern in Berührung kommt, eine sehr verschiedene ist, wobei vielleicht auch das Mischungsverhältnis der beiden Säuren von dem ursprünglichen mehr oder weniger abweicht. Experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung konnte ich aus Mangel an Material bis jetzt leider nicht anstellen. Nach den Untersuchungen von van Beneden und Neyt (14) scheint es, daß die Essigsäure, und zwar eine sehr starke Essigsäure, das Eintreten der Reaktion bedingt. Die genannten Autoren haben die Eier, an denen sie die Entstehung der karyokinetischen Figur erforscht haben, mit Eisessig oder mit einer Mischung von Eisessig und absolutem Alkohol zu gleichen Teilen fixiert. An diesen Präparaten scheinen, nach den Zeichnungen zu urteilen, alle Bestandteile der Zellsubstanz, mit Ausnahme des Archoplasmas, zu einer homogenen, durchsichtigen Masse verquollen zu sein, gerade wie an einem Teil meiner Pikrin-Essigsäurepräparate. Geht man also darauf aus, an anderen Zellen die gleiche Isolation des Archoplasmas zu erzeugen, so wird wohl eine sehr konzentrierte Essigsäure die meisten Aussichten auf Erfolg bieten.

Man wird aus dem Gesagten den Eindruck gewinnen, daß die Präparate, auf die hier eine neue Struktur der Zelle gegründet werden soll, schlecht konserviert sind, und wenn gut konserviert so viel heißt wie: möglichst dem lebenden Zustand entsprechend, so ist der Erhaltungszustand der in Frage kommenden Eier in der That ein schlechter. Denn viele Strukturen, die im lebenden Zustand und bei anderer Behandlungsweise konstatiert werden können, sind an diesen Eiern, welche das Archoplasma in seiner Reinheit darstellen, fast vollkommen zerstört. Es müssen hier also ohne Zweifel tiefgreifende Veränderungen in der Zellsubstanz vor sich gegangen sein, und so ist der Verdacht naheliegend, daß die zu beschreibenden Strukturen, wenn auch einer realen Grundlage nicht entbehrend, so doch mehr oder weniger artifizielle seien. Daß

dies nicht der Fall ist, mag gleich hier auseinandergesetzt werden. Zunächst liefern die in Frage kommenden Eier an sich selbst den deutlichsten Beweis, daß die schlechte Konservierung oder völlige Auflösung einzelner Zellbestandteile nicht für alle übrigen Strukturen einen mangelhaften Erhaltungszustand zur Folge haben muß. Denn die Kerne dieser Eier sind, wenn auch nicht so vorzüglich wie die an meinem Alkohol-Essigsäurematerial, so doch immerhin gut konserviert und lassen, wie ein Blick auf die Fig. 26—36 (Taf. XX) lehrt, die Chromatinmetamorphose in allen ihren Phasen deutlich verfolgen. Es muß also auch für die in der Zellsubstanz sichtbaren Strukturen wenigstens die Möglichkeit guter Konservierung unbedingt zugegeben werden. Weiterhin lassen sich die Archoplasmastrukturen der einzelnen Eier zu einem kontinuierlichen Entwicklungsgang aneinanderreihen, der den übrigen Veränderungen des sich teilenden Eies, besonders den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz, streng parallel läuft, so daß eine Serie von Eiern, welche die allmähliche Ausbildung der Geschlechtskerne und ihre Umbildung zur Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel Schritt für Schritt verfolgen läßt, zugleich in kontinuierlicher Folge die Umwandlungen der achromatischen Strukturen enthält. Übrigens ist ja eine Phase in den gesetzmäßig kreisenden Zuständen des Archoplasmas nichts anderes als die achromatische Kernspindel mit den beiden Polsonnen, deren Realität im lebenden Zustand niemand bezweifelt. Endlich lassen sich, ganz abgesehen von diesem allgemein bekannten Bild, zwar nicht alle, aber doch manche Entwicklungsformen des Archoplasmas — jene nämlich, wo diese Substanz zu einem scharf begrenzten Körper kontrahiert ist — an allen Eiern, sie mögen konserviert sein, wie sie wollen, mehr oder weniger deutlich erkennen, und selbst an lebenden Eiern habe ich die zwei Kugeln, als welche das Archoplasma kurz vor der Teilung sich darstellt, mit Sicherheit konstatieren können. Diese Thatsachen berechtigen uns zu dem Schluß, daß die Pikrin-Essigsäure, wenn sie auch alle übrigen Strukturen der Zellsubstanz zerstört, doch das Archoplasma unverändert bestehen läßt, und daß wir demnach den auf diese Weise erhaltenen Präparaten, die uns diese Substanz weitaus am klarsten und als einen spezifischen Zellbestandteil erkennen lassen, so weit vertrauen dürfen, um die daran sichtbaren Strukturen wenigstens in der Hauptsache dem lebenden Zustand gleichsetzen zu können.

Vor der Ausbildung der zweiten Perivitellinschicht war an keinem meiner Eier jene oben beschriebene Verquellung der Zell-

substanz, welcher das Archoplasma allein Widerstand leistet, eingetreten, und somit an diesen Präparaten kein direkter Anhaltspunkt gegeben, um diese Substanz von den anderen Zellbestandteilen unterscheiden zu können. Erst nach der Ausscheidung der zweiten Perivitellinhülle, also zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungskörpers, kann die Reaktion eintreten. Auf diesem Stadium nun finden wir das Archoplasma als einen dichten kugeligen Hof um das im Centrum des Eies gelegene Spermatozoon (Fig. 10 und 11, Taf. XIX, Fig. 26, Taf. XX). Es stellt sich an den beweisenden Präparaten als eine beträchtliche Ansammlung einer gleichmäßig körnigen Substanz dar, die nach außen ziemlich scharf abgegrenzt ist, während die übrige Zellsubstanz vollkommen homogen erscheint. Dieser Hof verdichteter Substanz um das Spermatozoon ist auch an den mit anderen Reagentien fixierten Eiern mit Leichtigkeit nachzuweisen; an vielen Zeichnungen in van Beneden's Abhandlung (3) Taf. XVII, XVIII, XVIII bis) und manchen Abbildungen Carnoy's (4), z. B. in Fig. 87 (Taf. IV), ist derselbe deutlich zu erkennen, und nachdem wir einmal wissen, daß er einer spezifischen Substanz der Zelle seine Existenz verdankt, läßt sich deren Vorhandensein auch in jenen früheren Stadien der Eireifung, wo die Pikrin-Essigsäure eine Isolierung noch nicht bewirkt, mit Sicherheit konstatieren. Schon während der Bildung des ersten Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach außen allmählich sich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft; noch früher dagegen läßt sich seine Existenz nicht nachweisen, womit dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind eben so wenig charakteristisch, daß dieselbe unter den anderen Strukturen der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann.

Beachtenswert ist die Lagebeziehung, welche das Archoplasma während der Reifungsperiode des Eies bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers zum Spermatozoon aufweist. Wenn dieselbe nach meinen Präparaten auch darin ihre Erklärung finden kann, daß beide unabhängig voneinander eine zentrale Lage im Ei einzunehmen bestrebt sind, so kann doch die Anhäufung des Archoplasmas um den Samenkörper als Zentrum auch durch Attraktion des letzteren auf jene Substanz bedingt sein. Diese zweite Erklärung erscheint sogar als die einzig mögliche nach einer Zeichnung van Beneden's (Taf. XVIII, Fig. 6) und einer solchen Carnoy's (Taf. IV, Fig. 85), wo das Spermatozoon im Ei stark

exzentrisch liegt, gleichwohl aber den Mittelpunkt der Archoplasmakugel einnimmt. Ein solcher Einfluß des Spermatozoons oder eines Bestandteils desselben auf die Zellsubstanz des Eies erinnert an die Strahlung, welche der Spermakopf in anderen Eiern um sich erzeugt, und ich werde unten zu zeigen versuchen, daß zwischen beiden Erscheinungen höchst wahrscheinlich eine fundamentale Übereinstimmung besteht.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist und die männlichen und weiblichen Chromatinelemente Kernbläschen um sich zu erzeugen beginnen, verliert das Spermatozoon die Beziehung, in der es bisher zu der Archoplasmakugel gestanden hat, sehr rasch. Wir haben oben gesehen, daß dasselbe um diese Zeit das Zentrum des Eies stets verläßt und mehr oder weniger weit gegen die Oberfläche emporsteigt. Bei dieser Wanderung nimmt es den Archoplasmahof nicht mit sich, sondern verläßt auch diesen. Man kann von einem Ei zum andern verfolgen, wie es der Oberfläche der Kugel immer näher rückt, bis es derselben schließlich nur äußerlich noch anliegt (Fig. 27 und 28 Taf. XX).

Von diesem Moment an bis zu jenem Stadium, wo in den beiden Geschlechtskernen die ersten Anfänge der Knäuelbildung sich nachweisen lassen, liefern Eier, die die gleiche Phase der Kernmetamorphose repräsentieren, von der Anordnung des Archoplasmas sehr verschiedene Bilder. Ich habe Präparate mit allen Stadien der Kernausbildung gesehen, in denen die körnige Kugel, die wir während der Eireifung konstatieren konnten, ungefähr in der Mitte des Eies in gleicher Weise fortbesteht, nur mit dem Unterschied, daß sie das Spermatozoon nicht mehr in sich birgt. Solche Bilder sind in Fig. 27—29 wiedergegeben. In Fig. 27 sehen wir die beiden Geschlechtskerne noch auf einem sehr frühen Stadium: die chromatischen Elemente haben eben erst begonnen, Fortsätze zur Bildung des Kerngerüsts auszutreiben; in Fig. 29a haben die Kerne ihre definitive Größe annähernd erreicht und sind einander bis zur Berührung genähert; die chromatische Substanz ist in Form eines gleichmäßigen Retikulums an der Membran ausgebreitet. Fig. 29b stellt das gleiche Ei um etwa 90° gegen a gedreht dar. In den drei gezeichneten Eiern hat das Archoplasma seine frühere Form und Lage nahezu bewahrt und ist gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt.

In dem Ei, nach dem die Fig. 29 gezeichnet ist, konnte ich annähernd im Zentrum der Archoplasmakugel, dicht benachbart und, wie mir schien, durch ein feines Fädchen verbunden, zwei

matte Körperchen erkennen, die sich durch ihre Größe von den anderen Körnern deutlich unterscheiden. In a sind beide sichtbar, in b wird das eine vom andern verdeckt. Irgend ein besonderes Charakteristikum dieser Gebilde oder ihrer nächsten Umgebung, wie wir es später für die „Zentralkörperchen" des Archoplasmas konstatieren können, ließ sich in diesem Ei nicht nachweisen, und ich lasse deshalb die Möglichkeit offen, daß die beiden Körperchen als rein zufällige Strukturen völlig bedeutungslos sind. In den Eiern der Fig. 27 und 28 konnte ich solche zentrale Körperchen nicht auffinden.

An das Ei der Fig. 29 schließt sich das in Fig. 33 gezeichnete an, dessen Kerne in den Anfängen der Knäuelphase sich befinden. Bevor wir jedoch dieses Präparat näher ins Auge fassen, mögen jene anderen in meinem Material weit zahlreicher vertretenen Eier betrachtet werden, in denen, von dem Moment an, wo das Spermatozoon gegen die Eioberfläche emporsteigt, das Verhalten des Archoplasmas von dem soeben beschriebenen sehr wesentlich abweicht. Während diese Substanz bis zu dem genannten Zeitpunkt ein gleichmäßig dichtes Gefüge besitzt und so einen relativ kompakten Körper darstellt, der in den bisher besprochenen Eiern auch in der Folge unverändert fortbesteht, breitet sie sich in der großen Mehrzahl meiner Präparate zur Zeit der Entstehung von Ei- und Spermakern in dem ganzen Eikörper aus. Diese Expansion des Archoplasmas ist eine derartige, daß man dasselbe an jenen Präparaten, in denen auch die anderen Zellstrukturen sich erhalten haben, gar nicht mehr nachweisen kann. Es macht mir den Eindruck, als bewege sich die körnige Substanz bei dieser Wanderung gegen die Peripherie an dem Gerüstwerk der Zellsubstanz entlang; wenigstens erscheint dieses Gerüst, welches vorher aus feinen homogenen Fädchen bestand, jetzt viel dickbalkiger und granuliert, und in jenen Eiern, in denen das Retikulum zerstört ist, zeigen die körnigen Züge, welche das Archoplasma repräsentieren, einen entsprechend netzartigen Verlauf. Dieses Stadium gleichmäßiger Verteilung des Archoplasmas im ganzen Eikörper ist in Fig. 30 dargestellt. Von langer Dauer ist dieser Zustand nicht. Schon in dem Ei der Fig. 31, wo die beiden Kerne nur wenig an Größe zugenommen haben, sehen wir die körnige Substanz wieder in Kontraktion gegen die Eimitte hin begriffen. Dieser Prozeß ist in meinem Vortrag (10) gemeint, wo es heißt: „Schon zur Zeit der Ausbildung von Ei- und Spermakern zieht sich das körnig-retikulierte Protoplasma (im engeren

Sinn) gegen das Zentrum des Eies zurück, zunächst noch vielfach von Vakuolen durchsetzt und gegen das Deutoplasma ohne scharfe Begrenzung.“ Ich hatte damals die Identität dieser Substanz mit dem Hof, der während der Eireifung um das Spermatozoon sich findet, und die Kontinuität zwischen beiden noch nicht erkannt, und die oben besprochenen Präparate, wo diese kugelige Anhäufung bis zur vollen Ausbildung der Geschlechtskerne unverändert fortbesteht, waren mir noch nicht aufgefallen.

In Fig. 32 sehen wir den Retraktionsprozeß weiter fortgeschritten. Das Ei dieser Figur entspricht hinsichtlich der Kernausbildung dem in Fig. 29 gezeichneten. Das Archoplasma ist in der Peripherie noch sehr unregelmäßig vakuolisiert, in der Mitte dagegen besteht in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung bereits eine dichtere Anhäufung, und in dieser findet sich, von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen, das ich mit van Beneden und Neyt als „Zentralkörperchen“ oder als „Centrosoma“ bezeichne.

Eier etwas späterer Stadien, in denen das chromatische Gerüst der Kerne in den Knäuel sich umzuwandeln beginnt, zeigen das Archoplasma wieder annähernd zur kompakten Kugel kontrahiert und sind demnach von jenen anderen Eiern, die diese Form gar nicht aufgegeben haben, auf diesem Entwicklungsstadium nicht mehr zu unterscheiden, wie denn überhaupt von jetzt an alle meine Präparate gleichalteriger Eier genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas erkennen lassen. In Eiern, deren Kerne einen feinfädigen Knäuel enthalten, konnte ich an Stelle des einen Zentralkörperchens deren zwei beobachten, mit den nämlichen Charakteren, die wir von jenem kennen gelernt haben. Das Präparat, in dem ich sie am nächsten benachbart fand, ist in Fig. 33 dargestellt. Zwischen beiden Körperchen schien mir in dem Archoplasma eine von Körnchen freie lichtere Verbindungsstraße hinzuziehen, die für eine Entstehung der beiden Centrosomen aus einem einzigen spräche. Es kann dies jedoch eine rein zufällige Struktur sein, die nur durch die beiderseitige Begrenzung als etwas Besonderes hervortritt. Ich betone dies, weil ich gerade beim Studium dieser Verhältnisse mich überzeugt habe, wie außerordentlich leicht man, wenn es sich um so feine Strukturen handelt, in ein Präparat das Gewünschte oder Erwartete hineinsieht. Es muß also nach meinen bisherigen Beobachtungen, wenn auch sehr wahrscheinlich, so doch unentschieden bleiben, ob die beiden Centrosomen aus

dem einen durch Teilung entstehen, ja ich möchte nicht einmal mit voller Bestimmtheit behaupten, daß vorher nur ein einziges vorhanden war; das andere könnte mir trotz sorgfältigster Beobachtung doch möglicherweise entgangen sein. Ein Blick auf die bisher beschriebenen Abbildungen läßt den mit derartigen Untersuchungen vertrauten Forscher wohl ermessen, wie sehr die Analyse der Archoplasmastruktur durch die beiden Geschlechtskerne, denen diese Substanz stets dicht angeschmiegt ist, erschwert wird; und doch sind die gezeichneten Präparate unter einer sehr großen Anzahl als besonders günstige ausgewählt. Andere Eier kann man nach allen Richtungen drehen, ohne ein klares Bild des Archoplasmas zu erhalten. Die kleinen Centrosomen können unter so ungünstigen Umständen leicht übersehen werden, um so mehr, als es ja doch nur ihre Umgebung, d. h. der helle Hof, der sie von der granulierten Substanz trennt, ist, wodurch sie als etwas Spezifisches hervortreten. Darf man annehmen, daß dieser Hof in noch früheren Stadien, als es das durch Fig. 32 repräsentierte ist, fehlt, so können die Centrosomen, bez. ein solches Körperchen schon lange vorhanden sein, ohne daß der Nachweis desselben möglich wäre.

Haben wir uns bis jetzt nicht nur hinsichtlich der Herkunft der beiden Zentralkörperchen, sondern auch wegen der verschiedenen Bilder, welche gleichalterige Eier von der Anordnung des Archoplasmas geben, auf einem etwas unsicheren Boden bewegt, so können wir von jetzt an die Schicksale dieser Substanz und ihrer Zentren mit voller Klarheit verfolgen.

Diese weiteren Umbildungen lassen sich mit kurzen Worten dahin zusammenfassen, daß sich die beiden Centrosomen immer mehr voneinander entfernen, wobei das Archoplasma, in gleicher Richtung sich streckend, zuerst Ei-, dann Hantelform annimmt und sich schließlich zu zwei gleich großen Kugeln, jede mit einem Centrosoma im Mittelpunkt, durchschnürt. Dieser Prozeß ist in Fig. 33—38 dargestellt. In der oben besprochenen Fig. 33, wo die beiden Centrosomen sehr nahe beieinander liegen, besitzt das Archoplasma noch ungefähr Kugelgestalt. Die nächste Figur (34), deren Kerne bereits einen gut ausgebildeten Knäuel erkennen lassen, zeigt den Abstand zwischen den beiden Körperchen gewachsen; das Archoplasma hat, von den kleinen Unregelmäßigkeiten seiner Oberfläche abgesehen, die Gestalt eines langgestreckten Ellipsoids angenommen, dessen Achse mit der Verbindungslinie der beiden Centrosomen zusammenfällt. Denkt man sich senkrecht zu dieser

Geraden in der Mitte zwischen den beiden Körperchen eine Ebene gelegt, so teilt diese das Archoplasma in zwei gleich große Hälften. In Fig. 35, deren Kerne bereits zwei getrennte, aber noch ziemlich lange Chromatinfäden enthalten, ist die Entfernung zwischen den beiden Zentralkörperchen abermals größer geworden und um jedes derselben als Zentrum ist die Hälfte der körnigen Substanz zu einer Kugel abgerundet, die mit der anderen Hälfte noch in großer Ausdehnung zusammenhängt. Indem der Abstand der beiden Centrosomen noch mehr zunimmt, wird diese Verbindungs- oder Berührungsstelle allmählich immer kleiner (Fig. 36), bis schließlich die beiden Kugeln vollkommen auseinanderweichen, und eine nach und nach breiter werdende Schicht homogener Zellsubstanz sich zwischen dieselben einschiebt (Fig. 37 und 38). Mit der Trennung der beiden Archoplasmakugeln geht die Auflösung der Geschlechtskerne parallel; in Fig. 37 ist ein heller Hof um jedes der beiden Schleifenpaare als letzte Spur des Kernbläschens noch zu erkennen, in Fig. 38 sehen wir die vier Elemente direkt in die Zellsubstanz eingebettet.

Bemerkenswert ist die Veränderung, welche die beiden Centrosomen während der letzten Stadien erlitten haben. Schon in dem Ei der Fig. 36 sind dieselben stark aufgequollen, haben dabei an Lichtbrechungsvermögen beträchtlich verloren und lassen nun in ihrem Zentrum noch ein kleines dichteres Korn entdecken. Die gleiche Anordnung zeigen die beiden folgenden Figuren; nur haben hier die beiden Körperchen noch mehr an Größe zugenommen. Ihre Begrenzung gegen den hellen Hof, der sie von dem umgebenden Archoplasma trennt, ist in manchen Präparaten sehr schwer nachzuweisen, wogegen sie sich in anderen mit voller Sicherheit feststellen läßt.

Die Lagebeziehungen zwischen Archoplasma und Centrosomen, die wir im Vorstehenden in verschiedenen Stadien kennen gelernt haben, involvieren einen dynamischen Zusammenhang zwischen beiderlei Bildungen, der sich ganz allgemein etwa folgendermaßen formulieren läßt: Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraktion aus derart, daß es, um sich selbst als Zentrum, diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel kontrahiert.

Nach diesem Satz ist die Teilung der ursprünglich einheitlichen Archoplasmamasse in zwei Kugeln die einfache Folge des Vorhandenseins und Auseinanderrückens zweier gleich stark

wirkender Centrosomen. Wären drei solche Körperchen vorhanden, so müßte sich das Archoplasma in drei Kugeln spalten. Solange die beiden Centrosomen einander dicht benachbart sind, fallen ihre Wirkungssphären zum größten Teil zusammen und bedingen im Archoplasma nur eine geringe Abweichung von der Kugelgestalt. Je mehr sie sich voneinander entfernen, um so kleiner wird der gemeinsame Bereich der beiden Sphären, um so schärfer die Einschnürung des Archoplasmas zur Bildung zweier kugeliger Hälften, bis diese sich endlich vollkommen voneinander loslösen.

Der obige Satz, den wir aus diesem Entwickelungsgang gewonnen haben, gestattet uns zugleich einen Rückschluß auf frühere Zustände. Wenn wir sehen, daß die Existenz zweier Archoplasmakugeln dadurch bedingt ist, daß zwei körperliche Zentren vorhanden sind, welche jene Substanz beherrschen, so dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß das Bestehen einer einzigen Archoplasmakugel in der Zelle die Folge eines einzigen solchen Zentrums ist. Wenn wir also während der Reifungsperiode des Eies und in manchen Präparaten bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne (Fig. 26—29) nur eine Kugel jener körnigen Substanz konstatieren konnten, so dürfen wir in dieser, auch ohne daß uns der optische Nachweis sicher gelungen ist, mit großer Wahrscheinlichkeit ein einheitliches Zentralkörperchen annehmen. Unter dieser Voraussetzung könnten die ersten Stadien der in diesem Abschnitt dargelegten Entwickelung des Archoplasmas folgende Interpretation finden: Da diese Substanz während der Eireifung als Kugel um das Spermatozoon zusammengezogen ist, so muß in diesem Körper ein Centrosoma vorhanden sein. Da das Samenkörperchen nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers die Archoplasmakugel verläßt, ohne daß diese, wenigstens in manchen Eiern, zu bestehen aufhört, so folgt daraus, daß dieses Centrosoma sich von dem Spermatozoon trennt, selbst seine Lage beibehält, während jenes aus der Kugel ausgestoßen wird. Die späteren zwei Zentralkörperchen aber wären, wie oben schon vermutet, aus diesem einen durch Teilung entstanden. Mit kurzen Worten: die Verhältnisse, die wir in den einzelnen Stadien kennen gelernt haben, machen es wahrscheinlich, daß das Spermatozoon ein Centrosoma ins Ei einführt und daß dieses durch Teilung in zwei zerfällt. Da diese zwei Körperchen, wie wir später sehen werden, die Furchung veranlassen, so wäre damit die Abhängigkeit der Teilungsfähigkeit des Ascarideneies von der Anwesenheit des Spermatozoons erklärt.

Zum Schluß haben wir uns noch mit der Frage zu beschäftigen, ob zwischen dem Archoplasma und seinen Zentralkörperchen einerseits und den beiden Geschlechtskernen andererseits Beziehungen irgend welcher Art sich ermitteln lassen. Eine Prüfung dieser Frage an meinen Präparaten führt mit voller Sicherheit zu dem Ergebnis, daß bis zu dem Punkt, an dem wir Halt gemacht haben, d. h. bis zur Auflösung der Kerne, weder irgend ein morphologischer Zusammenhang, noch die geringste Spur einer Gesetzmäßigkeit der gegenseitigen Lage zwischen den Kernen und den beschriebenen Strukturen der Zellsubstanz besteht. Nachdem die Archoplasmakugel das Spermatozoon ausgestoßen hat, und solange dieselbe entweder in gleicher Form fortbesteht oder den oben beschriebenen Expansions- und Retraktionsprozeß durchmacht, ist eine bestimmte Beziehung derselben zu den Kernen nach den Erfahrungen, die wir im vorigen Abschnitt über der letzteren äußerst wechselnde Lage im Ei gemacht haben, von vornherein ausgeschlossen. Die Archoplasmaansammlung liegt im allgemeinen möglichst im Zentrum des Eies, die Kerne sind ihr in der Regel, besonders in späteren Stadien, enge angeschmiegt (Fig. 29), können aber auch, wie der Eikern in Fig. 28, einen beträchtlichen Abstand von derselben innehalten. Sie liegen bald auf entgegengesetzten Seiten der Kugel (Fig. 27), bald einander dicht benachbart (Fig. 29). Wenn zwei Kugeln entstanden sind, oder schon während deren Bildung, wäre eine dreifache Beziehung derselben zu den Kernen denkbar:

1. Die eine Kugel könnte dem Eikern, die andere dem Spermakern angelagert sein. Wenn diese Anordnung auch in der That in manchen Präparaten sich beobachten läßt (Fig. 36), so lehren doch andere Eier, daß dieselbe eine durchaus zufällige und bedeutungslose ist. So sehen wir z. B. in Fig. 48 (Taf. XXI) beide Kugeln mit dem einen Kern in Kontakt, während der andere gar keine Berührung mit dem Archoplasma unterhält, in Fig. 49 finden wir umgekehrt die eine Tochterkugel beiden Kernen angeschmiegt, während die andere ringsum von homogener Zellsubstanz umgeben ist.

2. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen könnte zur Verbindungslinie der beiden Kernmittelpunkte eine bestimmte Stellung einnehmen. Eine Vergleichung der einzelnen Präparate schließt auch diese Annahme aus. Die beiden genannten Geraden können annähernd zusammenfallen (Fig. 50, Taf. XXI), sie können einander parallel laufen (Fig. 36) oder sich unter einem beliebigen Winkel kreuzen

(Fig. 35). Sind im letzteren Falle beide so orientiert, daß sie auf der optischen Achse des Mikroskops senkrecht stehen, so können sie sich, auf eine Ebene projiziert gedacht, — um nur die extremsten Fälle zu nennen — gegenseitig halbieren oder auch vollkommen auseinanderfallen.

3. Auf den vorgerückteren Stadien könnten die beiden Schleifen eines jeden Kernes in bestimmter Weise zu den Kugeln oder deren Zentren orientiert sein. Auch eine derartige Beziehung hat nicht statt, wie im Grunde schon aus der im vorigen Abschnitt betonten vollkommenen Regellosigkeit in der gegenseitigen Anordnung der aus jedem Kern hervorgehenden Elemente sich ergiebt.

Es bliebe also nach meinen Präparaten nur noch das zeitliche Zusammentreffen bestimmter Phasen der Kernmetamorphose mit den einzelnen Stadien der Archoplasmaumwandlung übrig, worauf man, nach dem Satze: cum hoc, ergo propter hoc, eine dynamische Beziehung zwischen beiden Vorgängen gründen könnte. Allein wenn es schon schwer einzusehen wäre, wie die Teilung eines Organs der Zellsubstanz die Umwandlung des chromatischen Kernretikulums in zwei Fäden zur Folge haben könne, und umgekehrt, so werden wir überdies sofort durch eine Vergleichung meiner Befunde mit denen von van Beneden und Neyt erfahren, daß nicht einmal diese zeitlichen Beziehungen immer die gleichen sind.

Der früheste Zustand, den die beiden genannten Forscher (14) von der Entwickelung des Archoplasmas abbilden und überhaupt wahrgenommen haben, ist der in meiner Fig. 35 dargestellte, wo diese Substanz in Form zweier einander berührender Kugeln (sphères attractives), jede mit ihrem Zentralkörperchen, vorliegt. Allein die Folgerung, die man nach meiner Schilderung und meinen Abbildungen hieraus ziehen könnte: daß van Beneden und Neyt die Existenz des Archoplasmas erst während der Knäuelphase der Kerne konstatiert hätten, trifft nicht zu. Vielmehr konnten die beiden Autoren die Form der sich berührenden Kugeln bereits in Eiern nachweisen, die hinsichlich ihrer Kernentwickelung meiner Fig. 28, vielleicht sogar der Fig. 27 entsprechen, auf einem Stadium also, wo in meinen Präparaten noch eine einfache Kugel besteht oder das Archoplasma mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Eikörper ausgebreitet ist. Aus diesen sehr beträchtlichen Differenzen ergiebt sich, daß die Umbildungsphasen dieser Substanz durchaus nicht stets mit den gleichen Stadien der Kernmetamorphose verbunden zu sein brauchen.

Die Entstehung der beiden Kugeln haben van Beneden und Neyt nicht ermitteln können. Die genetische Beziehung derselben zu der kugeligen Körnchenanhäufung, die während der Eireifung um das Spermatozoon besteht, ist ihnen entgangen. Der Satz: „Les deux sphères apparaissent simultanément" (pag. 57) läßt sich ja auch nach meinen Präparaten insofern vertreten, als irgend zwei Stücke, die durch Teilung eines einzigen entstehen, „gleichzeitig auftreten". Dem Nachsatz dagegen: „Si parfois on croit n'en voir qu'une, cela dépend de la position des deux organes relativement à l'observateur" muß ich mit Bestimmtheit widersprechen. Daß in einem gewissen Stadium, mag dies nun früher oder später sein, eine einzige Kugel vorhanden ist, daran kann nach meinen Befunden (Fig. 27—29) kein Zweifel bestehen. Die Annahme eines Beobachtungsfehlers kann angesichts der Fig. 29 a, b nicht aufrecht erhalten werden. Diese zwei Ansichten des gleichen Eies, um etwa 90° gegeneinander verschoben, schließen den Verdacht, daß zwei einander deckende Kugeln vorhanden wären, absolut aus.

van Beneden und Neyt neigen zu der Ansicht (pag. 60), daß die beiden Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsspindel sich ableiten, und stützen sich dabei auf gewisse Bilder, wo dieselben in der Nachbarschaft des entstehenden Eikerns sich finden. Ein solches Präparat ist in ihrer Fig. 1 (Taf. I) dargestellt. Ich kann nach meinen Resultaten diese Beziehung zum Eikern nur für eine rein zufällige und ganz bedeutungslose halten. Ich habe viel Mühe darauf verwandt, zu ermitteln, was aus dem achromatischen Anteil der zweiten Richtungsfigur wird, und kann nur sagen, daß derselbe vollständig verschwindet. Schon zur Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch nicht abgetrennt ist und die beiden Tochterplatten an den Enden der faserigen Figur liegen, muß, dem Volumen dieses Körpers nach zu urteilen, von der ursprünglichen Substanz der Spindel ein großer Teil aufgelöst sein. Die Verbindungsfasern selbst verschwinden nach der Abtrennung des Richtungskörpers allmählich, ohne eine sichtbare Spur zu hinterlassen. Es ist möglich, daß die achromatische Substanz der Richtungsfigur in Körner zerfällt, welche der zentralen Archoplasmaansammlung sich anschließen und sich so an der Bildung der beiden Kugeln beteiligen. Die Resistenz der Spindelstruktur gegen die Pikrin-Essigsäure bei deren oben auseinandergesetzter charakteristischer Einwirkung läßt wenigstens die Annahme zu, daß diese Figur aus Archoplasma besteht.

Einen direkten Übergang derselben in die beiden Kugeln halte ich dagegen für vollkommen ausgeschlossen.

Es läßt sich leicht verstehen, von welchen Gesichtspunkten VAN BENEDEN und NEYT geleitet werden, wenn sie sich für eine Ableitung der Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsfigur aussprechen. Wir werden unten erfahren, daß in den beiden primären Furchungszellen auf einem gewissen Stadium genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas zu zwei Kugeln besteht, die wir im Ei kennen gelernt haben. Dort läßt sich nun mit voller Klarheit verfolgen, wie diese zwei Organe aus den achromatischen Bestandteilen der ersten Furchungsspindel hervorgehen, indem das Polkörperchen (Centrosoma) durch Teilung die beiden Zentralkörperchen liefert, während die Spindelfasern und Polradien die körnige Archoplasmastruktur, von der sie nur eine Modifikation darstellen, annehmen und sich zu zwei Kugeln um jene Zentren gruppieren. Es ist also gewiß das Nächstliegende, für die vollkommen gleiche Struktur der Mutterzelle auch die gleiche Entstehungsweise vorauszusetzen und somit die beiden Kugeln, die sich im Ei erkennen lassen, gleichfalls aus der vorhergehenden karyokinetischen Figur, d. i. eben aus der zweiten Richtungsspindel abzuleiten.

Allein wir stehen hier vor der auffallenden Thatsache, daß die beiden auf einander folgenden Teilungsfiguren des Eies: zweite Richtungsspindel und erste Furchungsspindel, hinsichtlich der Konstitution und Entstehung ihrer achromatischen Bestandteile ganz heterogene Dinge sind, die sich einander durchaus nicht gleichsetzen lassen. Um nur die wesentlichsten Unterschiede anzuführen, so besitzt die Furchungsspindel zwei deutlich erkennbare spezifische Polkörperchen, von denen einerseits die Spindelfasern, andererseits die Polfäden radienartig ausstrahlen; die Figur geht nicht aus Bestandteilen des Kerns hervor, sondern baut sich aus zwei getrennten Körpern der Zellsubstanz, den Archoplasmakugeln, auf. Die zweite Richtungsspindel und in gleicher Weise die erste zeigen einen völlig anderen Bau und eine andere Entstehung. Die Spindel endigt jederseits nicht in spezifischen Kügelchen, den Polkörperchen, sondern meist mit breiten Platten, die nur als eine etwas differente Rindenschicht des faserigen achromatischen Körpers zu betrachten sind. Eine Protoplasmastrahlung, wie sie sonst von den karyokinetischen Figuren bekannt ist, fehlt vollkommen. Die Spindel bildet sich aus einem einfachen körnig-retikulierten Körper, der das Keimbläschen ausfüllt und in den die chromatischen Ele-

mente von Anfang an eingebettet sind. Es läßt sich also vorderhand gar nicht absehen, inwieweit die achromatischen Bestandteile beider Figuren einander gleichwertig sind. Umgekehrt aber kann man mit voller Bestimmtheit behaupten, daß die im Ei verbleibenden Reste der zweiten Richtungsspindel unmöglich in gleicher Weise an der Bildung der ersten Furchungsspindel beteiligt sein können, wie die Hälften der letzteren an dem Aufbau der beiden folgenden Teilungsfiguren.

Über die gegenseitige Lage zwischen den Kernen und den beiden Kugeln sind van Beneden und Neyt zu Resultaten gelangt, die zum Teil von den meinigen abweichen. Während die beiden Forscher in den frühen Stadien eine große Variabilität in dieser Beziehung zugeben, konstatieren sie zur Zeit, wo in jedem Kern ein dicker Chromatinfaden vorhanden ist, eine ganz bestimmte Lagerung der Kugeln zu den Kernen (pag. 57). Die letzteren sind einander bis zur Berührung genähert, und die beiden miteinander verbundenen Archoplasmakugeln schmiegen sich in den Winkel zwischen den Kernen hinein, derart, daß die Verbindungslinie ihrer Zentralkörperchen auf der Verbindungslinie der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Daß diese Anordnung, wenn sie auch gewiß als die zweckmäßigste Vorbereitung zur Bildung der Spindel bezeichnet werden muß, nicht konstant ist, lehrt ein Blick auf meine Abbildungen. Damit werden zugleich die Betrachtungen hinfällig, welche van Beneden und Neyt (pag. 58, 59), auf jenes Verhalten sich beziehend, über die Symmetrieverhältnisse des Eies entwickeln.

Indem ich eine Besprechung der feineren Struktur der Archoplasmakugeln auf den nächsten Abschnitt verschiebe, führe ich hier noch die Angaben der belgischen Forscher über die Centrosomen an. Jedes dieser Körperchen soll aus einem Häufchen sehr kleiner Körner bestehen und von einem hellen Hof umgeben sein, den die beiden Autoren als Markschicht (zone médullaire) von der körnigen Rindenschicht der Kugel (zone corticale) unterscheiden. Die Markschicht wird von spärlichen radialen Fädchen durchzogen, die sich an das Zentralkörperchen ansetzen. Von der Quellung dieser letzteren, die ich während der Knäuelphase beobachten konnte, wird nichts berichtet. Ob das Körperchen, welches z. B. in Fig. 5 (Taf. XIX) das Zentrum der Kugel einnimmt, dem ganzen aufgequollenen Centrosoma meiner Fig. 38 entspricht oder nur dem centralen Korn desselben, lasse ich dahingestellt sein. Von den radialen Fädchen, die bei van Beneden und Neyt

unmittelbar von dem Zentralkörperchen ausgehen, ist an meinen Präparaten nichts zu sehen.

V. Die Entstehung und Teilung der ersten Furchungsspindel.

In den beiden vorigen Abschnitten haben wir einerseits die Metamorphose der beiden Geschlechtskerne von deren Entstehung bis zur Auflösung, andererseits die Umbildungen des Archoplasmas während der gleichen Periode betrachtet und wir konnten die beiderlei Bildungen vollkommen getrennt besprechen, da dieselben, wie wir im letzten Abschnitt gesehen haben, jede ihren eigenen Weg gehend, einander vollständig ignorieren. Dieser Mangel jeglicher Beziehung zwischen beiden Organen dauert jedoch nur bis zu dem Punkt, an dem wir das Ei in seiner Entwickelung verlassen haben; von hier an sind die Schicksale von Archoplasma und Chromatin aufs engste miteinander verbunden, Strukturveränderungen des einen, Bewegungen des anderen erscheinen im Verhältnis von Ursache und Wirkung und werden erst durch diese Verknüpfung verständlich.

Rufen wir uns den Zustand des Eies, bis zu dem wir die Entwickelung in den vorhergehenden Abschnitten verfolgt haben, noch einmal zurück, so finden wir das Archoplasma zu zwei vollkommen getrennten Kugeln, jede mit ihrem Centrosoma im Mittelpunkt, auseinandergerückt. In der Regel sind beide sehr nahe gegen die Eioberfläche emporgestiegen und liegen hier etwa um 70—90° voneinander entfernt. Doch ist diese oberflächliche Lage nicht konstant. Die vier Kernschleifen sind direkt in die Zellsubstanz eingebettet. Männliches und weibliches Schleifenpaar lassen sich fast stets deutlich auseinanderhalten; nur wenn die Kerne vor der Auflösung sehr dicht aneinandergeschmiegt waren, ist diese Scheidung erschwert oder ganz unmöglich. Die Lage der zwei Elemente eines Paares zueinander, die gegenseitige Lage beider Paare, der Ort, den dieselben im Ei einnehmen und ihre Stellung zu den Archoplasmakugeln: alle diese Beziehungen sind in hohem Maße variabel und ohne eine Spur von Gesetzmäßigkeit.

Die Initiative bei den nun folgenden Erscheinungen geht von den beiden Kugeln aus. Während wir bis zu dem erreichten Zeitpunkt die chromatische Substanz in selbständiger aktiver Be-

wegung fanden, indem kompakte, stäbchenförmige Körper sich rhizopodenartig in ein Retikulum umwandelten und dieses sich wieder in solide Körper kontrahierte, das Archoplasma dagegen nur durch die Ortsveränderung seiner Attraktionszentren in seinen Bewegungen beeinflußt schien, tritt jetzt das umgekehrte Verhalten ein: die kontrahierten chromatischen Elemente werden fortan nur passiv bewegt, und das Archoplasma tritt unter beträchtlicher Veränderung seiner Struktur in Thätigkeit.

Die ersten Anzeichen, daß die beiden Kugeln aktiv werden, geben sich darin zu erkennen, daß die einzelnen Körner einer jeden, die sich bisher in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, nun eine deutlich radiäre Anordnung um ihr Centrosoma gewinnen. Diese strahlige Struktur ist in Fig. 39 zu erkennen. Analysiert man dieselbe näher, so ist es auffallend, daß die Körnchen oder Mikrosomen, aus denen sich die Radien zusammensetzen, in der Peripherie der Kugel kaum weniger dicht gelagert sind als in der Umgebung des Zentralkörperchens, daß also, wenn man sich durch die Figur eine Anzahl konzentrischer Kreise gelegt denkt, auf jeden solchen Kreis um so mehr Körner treffen, je größer derselbe ist. Dieses Verhalten ist selbstverständlich mit einer mathematisch radiären Anordnung nicht zu vereinigen, und so zeigt sich auch in der That, daß einzelne Radien, dem Zentrum bald näher, bald entfernter, sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Äste spalten, die nun unter Umständen ihrerseits im weiteren Verlauf gleichfalls eine solche Verdoppelung erfahren können. Auch van Beneden und Neyt (14) haben diese Struktur erkannt, nur beschränken sie die Spaltung der Radien auf zwei bestimmte Kreise (pag. 53), was ich nicht bestätigen kann.

Zugleich mit dem Auftreten der strahligen Gruppierung der Mikrosomen verschwindet die frühere scharfe, wenn auch unregelmäßige Begrenzung der Kugel nach außen, indem einzelne Radien mehr oder weniger weit über den ursprünglichen Umfang hinausragen (Fig. 39); diese frei in der Zellsubstanz verlaufenden Strahlen erscheinen nun deutlich als Fädchen.

Die hiermit eingeleitete Ausbreitung der beiden Radiensysteme über den früheren Bereich der Kugeln hinaus, von der die Fig. 39 die ersten Anfänge erkennen läßt, sehen wir in den folgenden Figuren viel stärker ausgebildet. Rings um das Centrosoma besteht, wie früher, die radiäre Körnchenstruktur, in der Peripherie gehen diese körnigen Strahlen, bald näher, bald weiter vom Zentrum entfernt, in feine Fädchen von verschiedener Länge und

Stärke über. Auf diese Weise läßt die ganze um ein Centrosoma angeordnete Strahlenfigur zwei oft ziemlich scharf geschiedene Abschnitte unterscheiden: einen zentralen, ungefähr kugeligen, wie früher körnigen und, an diesen sich ansetzend, einen fädigen von sehr ungleicher Entwicklung. Man könnte glauben, es hätten sich unter der Einwirkung der beiden Zentren radiäre Fädchen aus der Zellsubstanz differenziert und seien an die ursprüngliche Archoplasmakugel gleichsam angeschossen. Allein es läßt sich mit Sicherheit der Nachweis führen, daß die Fäden nichts anderes sind als die umgewandelte Rindenschicht der früheren Kugel. In erster Linie ist es die Struktur der fädigen Radien, welche diese Art ihrer Entstehung wahrscheinlich macht. Die noch kurzen Fädchen der Fig. 39 zeigen sich von Strecke zu Strecke deutlich zu Körnchen ganz von der Art der Archoplasmamikrosomen angeschwollen. Verfolgt man einen solchen Faden zentralwärts, so ist die Grenze unmöglich anzugeben, wo er in den körnigen Radius der kompakten Kugel übergeht. Die beiden Abschnitte des Strahles sind höchstens dadurch voneinander zu unterscheiden, daß die Körnchen des peripheren Teiles kleiner sind und weiter voneinander abstehen als die des zentralen. Die gleiche Struktur lassen die kürzeren Radien der folgenden Figuren erkennen. Je länger ein Fädchen ist, um so schwächer treten im allgemeinen die Anschwellungen hervor und um so weiter sind sie voneinander entfernt; an den längsten Radien sind sie gar nicht mehr zu erkennen, das Fädchen erscheint vollkommen homogen und von gleichmäßiger Stärke. Weiterhin ist die von den radialen Fädchen umgebene Körnchenkugel kleiner als die ursprüngliche Archoplasmamasse und ihr Umfang tritt gegen jenen um so mehr zurück, je stärker das fädige Radiensystem entwickelt und je weiter dasselbe in der Zelle ausgebreitet ist (Fig. 39—44). Endlich tritt die im vorigen Satz ausgesprochene Korrelation zwischen der Mächtigkeit der körnigen und fädigen Radienabschnitte aufs deutlichste darin hervor, daß in jenem Kugelsektor, der die längsten und stärksten Fädchen in dichtester Häufung enthält (in der Richtung gegen die chromatischen Elemente), der körnige Abschnitt der Radien am stärksten reduziert ist (Fig. 40—43), ja schließlich so vollkommen, daß die Fädchen in diesem Bereich sich zentralwärts bis gegen den Hof, der das Centrosoma umgiebt, verfolgen lassen (Fig. 44a).

Nach diesen Thatsachen haben wir uns von der Entwicklung der fädigen Strahlen etwa folgendes Bild zu entwerfen. Die in

radialer Richtung aufeinanderfolgenden Mikrosomen der ursprünglichen Kugel treten miteinander durch feine Fibrillen in Verbindung, wodurch ein kontinuierlicher Faden entsteht, an dem jetzt die Körnchen als Anschwellungen imponieren. Die Verlängerung des Fadens geschieht dadurch, daß zuerst die peripher gelegenen Mikrosomen sich weiter voneinander entfernen, wobei der zwischen ihnen gelegene Fadenabschnitt an Länge entsprechend gewinnt, während die Körner selbst, auf deren Kosten dieses Wachstum sich vollzieht, immer mehr an Volumen abnehmen und schließlich vollkommen in den gleichmäßig starken Faden aufgehen. Je weiter ein Radius in die Zellsubstanz hinausreicht, um so mehr Mikrosomen werden zu seiner Bildung in Mitleidenschaft gezogen, ja selbst die zentralsten Körner können, wie wir gesehen haben, die fädige Metamorphose erfahren. Diese Umwandlung rosenkranzartiger Fäden in homogene dadurch, daß die Anschwellungen sich gleichmäßig über die Länge des Fadens ausbreiten, hat zum erstenmal van Beneden in seinem großen Werk über das Ascaridenei erkannt (Structure du protoplasme cellulaire, pag. 356).

Es wäre möglich, daß schon in der ruhenden Archoplasmakugel die benachbarten Mikrosomen durch Fibrillen miteinander verbunden sind und so nur die verdickten Knotenpunkte eines feinen Balkenwerks darstellen, welche Struktur van Beneden dem ganzen „Protoplasma" zuschreibt und welche er in der mit Neyt gemeinsamen Arbeit auch für die „sphères attractives" anzunehmen scheint. Nachweisbar ist jedoch ein solcher Zusammenhang an meinen Präparaten nicht, und ich glaube, daß die Entscheidung dieser Frage mit den gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln überhaupt kaum möglich sein dürfte. Bei der dichten Häufung der Körnchen in der relativ kompakten Kugel wird der optische Schnitt, den man ins Auge faßt, durch die darüber und darunter gelegenen Elemente so stark beeinflußt, daß eine Analyse des zwischen den Mikrosomen gelegenen Raumes nicht auszuführen ist. Selbst nachdem die radiale Gruppierung der Körnchen deutlich hervortritt, ist in dem zentralen, kompakten Teil des Strahlensystems eine Verbindung der Körnchen durch Fibrillen mehr zu erraten als klar zu erkennen. Ich neige mich vorderhand zu der Ansicht, daß die einzelnen Archoplasmamikrosomen selbständige Gebilde, nicht Knotenpunkte eines einheitlichen Gerüstwerks sind, und daß dieselben erst zur Zeit der radiären Ausbreitung des Archoplasmas in der Zelle eine Verbindung miteinander eingehen, ohne dabei ihre Selbständigkeit aufzugeben.

Während der geschilderten Umwandlungen treten die beiden Archoplasmasysteme und die vier chromatischen Elemente des Eies miteinander in Beziehung und nehmen schließlich jene regelmäßige gegenseitige Gruppierung an, die das allgemein bekannte Bild der „Kernspindel" hervorruft. Diese durch das Zusammentreten der chromatischen und achromatischen Teile erzeugte einheitliche Figur hat in dem in Fig. 44 abgebildeten Ei ihre definitive Ausbildung erlangt. Die chromatischen Elemente sind zur Äquatorialplatte, dem „Aster" FLEMMING's, vereint, die Centrosomen der beiden Kugeln stellen die „Polkörperchen" der Spindel dar, die gegen die chromatischen Elemente ziehenden Archoplasmaradien bilden mit denen der anderen Seite die „Spindelfasern", die übrigen Strahlen endlich, welche von den beiden Kugeln ausgehen, repräsentieren die „Polsonnen".

Diese Anordnung, die wir in den Fig. 40—44 allmählich sich ausbilden sehen, ist die Folge der gleichartigen Wirksamkeit der beiden Archoplasmakugeln. Jeder dieser beiden Körper tritt durch einen Teil seiner nach allen Richtungen ausstrahlenden Fädchen mit jedem chromatischen Element in Verbindung und sucht dasselbe durch Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen möglichst nahe an sich heranzuziehen. Indem die beiden Kugeln diese Thätigkeit in gleicher Weise und mit gleicher Stärke ausüben, werden die vier Elemente so zwischen dieselben eingelagert, daß jede Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht, d. h. sie werden zu einer ungefähr kreisrunden Platte vereint, die in ihrem Zentrum von der Verbindungslinie der beiden Centrosomen geschnitten wird und die auf dieser Geraden in der Mitte zwischen den beiden Zentralkörperchen senkrecht steht.

Den hiermit in den Hauptzügen skizzierten Prozeß der „Spindelbildung" wollen wir nun in den Einzelheiten seiner allmählichen Entwicklung verfolgen. Ehe wir aber die kombinierte Wirkung der beiden Archoplasmakugeln auf die chromatischen Elemente ins Auge fassen, ist es lehrreich, jene seltenen, fast als abnorm zu bezeichnenden Fälle zu betrachten, wo zunächst eine Kugel allein mit allen oder mit einem Teil der vier Schleifen in Verbindung tritt. In Eiern nämlich, in denen die eine Kugel allen vier Chromatinelementen oder dem einen Paar derselben von Anfang an sehr nahe liegt, während die andere von diesen Körpern, bez. diesem einen Paare weit absteht, kann die näher gelegene Kugel die ganze Wirkung, die sie allein auf die Elemente auszuüben vermag, ungestört zu Ende führen, bevor die entferntere

ihre Thätigkeit zu entfalten imstande ist. Eier, welche diese Bedingungen erfüllen, haben wir in Fig. 49 und 50 (Taf. XXI) kennen gelernt; aus ähnlichen Lageverhältnissen müssen die eigentümlichen karyokinetischen Bilder der Fig. 62 und 63 entstanden sein, die man als „Monasteren“ bezeichnen kann. Die erstere dieser beiden Figuren, in der wir mit jeder Kugel zwei Schleifen verbunden sehen, entspricht als Folgestadium ungefähr der Fig. 50, während die letztere, wo alle vier Schleifen (eine davon, welche von der mittleren verdeckt wird, ist nicht gezeichnet) um die eine Kugel gruppiert sind, sich an Fig. 49 anschließt. Obgleich beide Figuren die Beziehungen zwischen den Schleifen und den Kugeln nicht in der Ausbildung, sondern in einer, wenn auch einseitigen, Vollendung zeigen, geben sie uns doch über die Wirkungsweise des Archoplasmas fast vollkommen Aufschluß.

Betrachten wir zuerst die Fig. 62, so sehen wir die beiden Kugeln in der oben beschriebenen Weise strahlig metamorphosiert und über einen beträchtlichen Bereich der Zelle ausgedehnt. Nach der verschiedenen Ausbildung der radialen Fädchen lassen sich in beiden Körpern zwei scharf gegeneinander abgesetzte Bezirke unterscheiden. Im weitaus größeren Teil jeder Kugel beobachten wir eine mäßige und ziemlich ungleichmäßige Entwicklung der Radien, derart, daß viele über den ursprünglichen Umfang der Kugel nur sehr wenig hinausragen und in ganzer Ausdehnung mit körnigen Anschwellungen ausgestattet sind, während dazwischen feinere homogene Fädchen von verschiedener Länge, bald isoliert, bald zu Bündeln vereint, weiter in die Zellsubstanz vorgedrungen sind. Ganz anders verhält sich jener kleine Kugelausschnitt, dessen Radien gegen die chromatischen Elemente sich richten. Hier sehen wir eine Gruppe gleich langer und gleich starker Fibrillen, welche sich bis an die Schleifen und nicht darüber hinaus verfolgen lassen, und in deren Bildung fast alle im gleichen Bereich gelegenen Mikrosomen eingegangen sind, so daß sich nur noch im Umkreis des Zentralkörperchens eine oder zwei Reihen derselben nachweisen lassen. Die beiden chromatischen Elemente, die zu jeder Kugel gehören, haben zu derselben eine ganz bestimmte Lagerung angenommen: sie sind mit allen ihren Abschnitten von dem Centrosoma gleich weit entfernt, und die Fläche, die durch diese Lage bestimmt ist, d. h. die alle Teile der beiden Kernfäden enthält, ist demnach eine Kugelschale, welche das Zentralkörperchen zum Mittelpunkt hat. Der Radius dieser Kugel ist etwa einundeinhalbmal so groß als der des früheren kom-

pakten Archoplasmakörpers. Daß in der Zeichnung die einzelnen Fadenabschnitte, besonders an der oberen Kugel, verschieden weit von dem Centrosoma abstehen, ist durch die Projektion der in verschiedener Höhe gelegenen Teile auf die Ebene des Papiers bedingt und also nur scheinbar.

Wir haben am Ende des zweiten Abschnitts erfahren, daß die chromatischen Elemente nach Auflösung der Kerne die Form von kurzen Bändern annehmen, welche, von der schmalen Seite gesehen, an den Enden keulenartig angeschwollen sind. Zwischen dieser Gestalt uud der Lagerung der Elemente zu den Centrosomen besteht eine ganz bestimmte Beziehung, derart, daß in jedem Abschnitt des Elements der Breitendurchmesser zu der Kugel radial, der Dickendurchmesser also tangential gerichtet ist. Diese Anordnung ist aus Fig. 62 deutlich zu ersehen. Die Archoplasmafibrillen, die gegen die Elemente hinziehen, setzen sich an die dem Centrosoma zugekehrte Schmalseite derselben fest. Die in a gegebene Ansicht des Eies gestattet diese Verbindung mit Sicherheit nachzuweisen. Verfolgt man ein Fädchen gegen die Peripherie, so geht es ohne Abgrenzung in das chromatische Band über, und sehr häufig ist diese Ansatzstelle dadurch markiert, daß sich das Chromatin eine kleine Strecke weit auf die Fibrille fortsetzt, wodurch das Element im Farbenbild auf der dem Centrosoma zugekehrten Seite einen gezähnelten Kontur erhält. Da die Elemente, wie aus Fig. 62 b zu erkennen ist, in der Fläche der oben charakterisierten Kugelschale sehr stark gekrümmt und geschlängelt sind, so muß man, um die einzelnen Abschnitte derselben bei der in a abgebildeten Ansicht des Eies, wo diese Krümmungen durch die Schattierung einigermaßen kenntlich sind, wahrzunehmen, bald höher, bald tiefer einstellen.

Verfolgt man in dieser Weise den Verlauf eines Elements vom einen Ende zum andern, so sind nur in dem Bereich, in welchem die Schleife deutlich ist, auch deutliche Fasern sichtbar, ein Verhalten, das in der Zeichnung dadurch angedeutet ist, daß die den höher gelegenen und dunkler schattierten Teilen der Schleife entsprechenden Fibrillen gleichfalls einen dunkleren Ton erhalten haben. Ein Querschnitt durch die gegen die chromatischen Elemente gerichteten Archoplasmastrahlen wiederholt also in verkleinertem Maßstabe alle Biegungen der Schleifen, und so läßt sich die Gesamtheit dieser Fädchen einem Jabot vergleichen, das an dem Centrosoma befestigt ist und dessen Saum von dem Chromatinband gebildet wird.

Die Verhältnisse, die wir in dem besprochenen Ei an beiden Archoplasmakugeln kennen gelernt haben, finden wir in dem Ei der Fig. 63 in gleicher Weise an einer Kugel. Wie dort mit jedem Radiensystem zwei chromatische Elemente in Verbindung stehen, so sind hier alle vier an das eine angeheftet. Wie in jenem Ei sind die Schleifen in einer Kugelfläche angeordnet, die das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, sie kehren, wie dort, diesem Körperchen ihre schmale Seite zu und sind mit dieser Seite an spezifisch ausgebildete Archoplasmaradien befestigt. Die einzige Besonderheit gegenüber der Fig. 62 liegt darin, daß eines von den vier Kernelementen auch mit der anderen Kugel verbunden ist. Diese zeigt nach allen Richtungen indifferent entwickelte Radien; nur an einer Stelle entspringen einige stärkere Fädchen, welche gegen das zunächst gelegene Element hinziehen und an dessen Enden sich ansetzen. Einen Einfluß scheinen sie, nach der Lage dieser Schleife zu schließen, kaum noch auf dieselbe ausgeübt zu haben.

Die beiden beschriebenen Eier geben uns über die Wirkungsweise des Archoplasmas bereits sehr wesentliche Aufschlüsse. Erstlich entnehmen wir aus denselben, daß die beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente eine Attraktion ausüben, indem sie dieselben aus ihrer ganz unregelmäßigen Lagerung bis auf gewisse Entfernung an sich heranziehen, so daß alle Abschnitte eines jeden Elements von dem Centrosoma gleich weit abstehen. Des weiteren lassen uns die Figuren erkennen, daß diese Attraktion nicht auf einer Fernwirkung beruhen kann. Denn sonst müßte bei der gleichartigen Wirkung der zwei Kugeln die Anordnung der Schleifen von beiden beeinflußt sein, und wäre eine Anlagerung derselben an die eine in einer so vollkommenen Weise, wie wenn die andere gar nicht existierte, nicht möglich. Da nun die wirkende Kugel mit den um sie gruppierten Schleifen durch Fädchen in Verbindung steht, während eine solche Beziehung dieser Elemente zu der anderen Kugel fehlt oder (Fig. 63) erst in der Ausbildung begriffen ist, so dürfen wir annehmen, daß es diese sich anheftenden Fibrillen sind, welche die Attraktion bewirkt haben.

Wie die geschilderten Eier sich voraussichtlich weiter entwickeln, d. h. wie dieselben zur „Kernspindel“ gelangen, darauf werde ich unten noch einmal zurückkommen und wende mich nun, nachdem wir im Vorstehenden die Einwirkung des Archoplasmas auf die Kernelemente unter sehr einfachen und durchsichtigen Bedingungen kennen gelernt haben, zu Eiern, welche uns die gewöhnliche Entstehung der karyokinetischen Figur in einer Reihe

aufeinanderfolgender Stadien demonstrieren. Eine Serie solcher Eier ist in den Fig. 40—44 dargestellt. Dieselben sind so ausgewählt, daß die gegenseitigen Lagebeziehungen der zu betrachtenden Teile in den einzelnen Eiern sich möglichst aneinander anschließen, und daß jede Figur der fertigen Spindel um einen Schritt näher steht als die vorhergehende. Die Orientierung ist stets eine solche, daß die beiden Centrosomen bei einer und derselben Einstellung sichtbar sind, und diese Ebene ist der Zeichnung der Archoplasmastruktur im allgemeinen zu Grunde gelegt. Da nun die chromatischen Elemente nur zum geringsten Teil oder gar nicht dieser Ebene angehören, die Darstellung ihrer Verbindung mit den Archoplasmafibrillen aber gerade das Wesentliche an den Figuren ist, so ist in dieser Hinsicht die Zeichnung ohne alle Rücksicht auf irgend einen bestimmten optischen Schnitt ausgeführt, vielmehr sind alle Elemente und alle Fibrillen, welche sich an die Elemente ansetzen, gezeichnet, gleichviel, ob dieselben bei einer und derselben Einstellung in ihrem ganzen Verlauf überblickt werden können oder nicht. War es im letzteren Fall zweifelhaft, ob ein Fädchen wirklich an eine Schleife herantrete, so wurde das Ei so lange gedreht, bis sich das Vorhandensein oder Fehlen der Verbindung zweifellos feststellen ließ. Zwei weitere Bilder der Spindelentstehung sind in den Fig. 56 und 57 auf Tafel XXI wiedergegeben.

Was wir aus den genannten Figuren gegenüber den oben besprochenen in erster Linie Neues erfahren, das ist die Thatsache, daß die Verbindung der chromatischen Elemente mit den Fibrillen nicht erst auftritt, nachdem die Elemente bereits eine bestimmte Lagebeziehung zu den Kugeln gewonnen haben, sondern schon zu einer Zeit, wo sich ein richtender Einfluß des Archoplasmas auf die Schleifen kaum bemerkbar macht (Fig. 56, Taf. XXI). Damit erhält die Vermutung, die wir oben schon mit ziemlicher Bestimmtheit aussprechen konnten: daß diese Fädchen es sind, welche die Attraktion der chromatischen Elemente gegen die Centrosomen hin bewirken, eine sichere Grundlage. Das früheste Bild, das ich von der Ausbildung dieser Verbindung beobachtet habe, d. h. dasjenige, wo die Zahl der an die Elemente herantretenden Fädchen die geringste ist, ist in Fig. 56 (Taf. XXI) wiedergegeben. Die chromatischen Elemente sind deutlich zu zwei Paaren gruppiert, von denen wir wohl das eine als männlich, das andere als weiblich ansprechen dürfen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Beziehung, eine davon nur mit der einen. Die Verbin-

dung wird durch eine spärliche Zahl von Fädchen vermittelt, zwischen der links unten gelegenen Schleife und dem oberen Pol nur durch ein einziges. Eine Prädilektionsstelle für den Ansatz der ersten Fibrillen scheint der mittlere Abschnitt der Elemente und, wenn ein deutlich ausgeprägter Schleifenwinkel vorhanden ist, dieser zu sein. Nur jenes eine Fädchen, welches die obere Kugel mit dem links unten gelegenen Element verbindet, tritt an das Ende der Schleife heran. Die Fixationsstelle für die Fibrillen ist, wie wir oben schon erfahren haben, die Schmalseite des bandförmigen Chromatinkörpers. Alle Fädchen der einen Kugel setzen sich ausschließlich an die eine dieser beiden Seiten an, alle Fibrillen der anderen ebenso ausschließlich an die andere. Dieses Verhalten, welches für die Mechanik der Teilung von der größten Bedeutung ist, werden wir an weiter ausgebildeten Figuren noch überzeugender feststellen können.

Es ist schwer zu sagen, ob die Schleifen der Fig. 56 in ihrer Stellung bereits von den Kugeln beeinflußt worden sind; nur für das rechts oben gelegene Element, das bloß mit dem oberen Pol, und zwar durch zahlreichere Fädchen, verbunden ist, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß es diesem Pol sich genähert hat.

Eine viel reichere Ausbildung von Fibrillen sehen wir in Fig. 40 (Taf. XX), obgleich auch hier die Elemente noch sehr weit von ihrer definitiven Anordnung entfernt sind. Trotz der auf den ersten Blick ganz unregelmäßig erscheinenden Gruppierung kann es doch nicht zweifelhaft sein, daß die vier Elemente schon in einer von den beiden Archoplasmakugeln bewirkten Bewegung begriffen sind. Denn ihre Stellung zu diesen Körpern im Zusammenhalt mit der Richtung der sich anheftenden Fädchen läßt eine entschiedene Gesetzmäßigkeit nicht verkennen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Verbindung, eine, die unterste, nur mit der einen. Bei jenen dreien finden wir die schon in der vorigen Figur beobachtete Eigentümlichkeit sehr ausgeprägt, daß die Fibrillen fast ausschließlich an den Schleifenwinkel herantreten. Die erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Anordnung dieser drei Elemente zu den beiden Polen spricht sich darin aus, daß 1) von allen Abschnitten einer jeden Schleife derjenige, an den die Archoplasmafädchen festgeheftet sind — der Schleifenwinkel — beiden Centrosomen am nächsten steht, und daß 2) die Richtung des gekrümmten Elements, durch eine gerade Linie dar-

gestellt gedacht, den Winkel, den die beiden an dieses Element herantretenden Fibrillenbündel miteinander bilden, annähernd halbiert. Diese zwei Momente sind geeignet, die letzten Zweifel über die Einwirkung der Fädchen auf die Chromatinkörper zu beseitigen und, nach dem, was wir über die Beziehungen der Kernelemente zu den Archoplasmakörpern bereits wissen, mit voller Evidenz darzuthun, daß die Kontraktion der mit den Schleifen verbundenen Fibrillen es sein muß, wodurch dieselben an die Kugeln herangezogen werden. Denn nur unter dieser Voraussetzung wird das Vorausgehen desjenigen Punktes bei der Bewegung, an den die Fibrillen herantreten, verständlich, und das ungefähre Zusammenfallen der Gesamtrichtung des Elements mit der Halbierungslinie des von den Fädchenbündeln gebildeten Winkels erklärt sich als notwendige Folge einer Fortbewegung in der Resultante des wirkenden Kräftepaares.

Im auffallendsten Gegensatz zu der Richtung der betrachteten drei Schleifen steht die der vierten, untersten, deren Schenkel, ziemlich zu einer Geraden gestreckt, die der drei anderen nahezu senkrecht kreuzen. Diese abweichende Stellung wird dadurch verständlich, daß das Element nur mit der e i n e n Kugel, und zwar fast in seiner ganzen Ausdehnung, verbunden ist. Das Verhältnis dieser Schleife zu dem Archoplasmakörper ist daher als Vorstufe zu jener oben (Fig. 62, 63) in fertiger Ausbildung beschriebenen einseitigen Beziehung zwischen Archoplasma und Kernfäden zu betrachten und schließt sich in der That an die dort konstatierte Anordnung eng an. Wir sehen die Tendenz der Schleife, mit allen ihren Abschnitten der Kugel gleich nahe zu kommen, wir finden, daß dieselbe dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehrt und daß alle Fibrillen an diese Seite sich festsetzen. So veranschaulicht die beschriebene Figur sowohl die einseitige als auch die kombinierte Einwirkung der beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente und demonstriert aufs klarste, wie dieser Einfluß durch die Vermittelung der mit den Schleifen verbundenen Fädchen zustande kommt.

Es wäre zwecklos, in gleich detaillierter Weise auch die folgenden Figuren zu besprechen, auch deshalb, weil dieselben, aus anderen Lagerungsverhältnissen hervorgegangen, eine direkte Anknüpfung an die geschilderten Verhältnisse doch nicht gestatten. Ich beschränke mich daher zunächst auf eine allgemeine Angabe der allmählichen Fortschritte, welche diese Figuren bis zur Erreichung der fertigen Spindel erkennen lassen, um dann von hier

aus, nachdem wir alle Faktoren, welche bei der Erzeugung der karyokinetischen Figur in Frage kommen, kennen gelernt haben, ein allgemeines Bild der Spindelentstehung zu entwerfen, bei welcher Gelegenheit einzelne Verhältnisse der in Rede stehenden Figuren zur Sprache kommen werden.

Eine Vergleichung der Fig. 41—43 mit der beschriebenen Fig. 40 läßt erkennen, daß die vier Schleifen allmählich immer mehr zwischen die beiden Kugeln hineinrücken, und daß jedes Element mehr und mehr einen gleichmäßigen Abstand von beiden Centrosomen gewinnt; ferner zeigen sie, wie, im Zusammenhang mit diesen zwei Momenten, die an die Chromatinkörper herantretenden Fibrillen im allgemeinen kürzer werden, und wie die an entsprechende Punkte der gleichen Schleife festgehefteten Fädchen einander an Länge immer mehr gleichkommen. Das hierin sich aussprechende Streben nach einer regelmäßigen Gruppierung der einzelnen Teile hat in Fig. 44 sein Ziel erreicht: hier haben wir die fertige Spindel vor uns. Die vier chromatischen Elemente sind, wie van Beneden in seiner ersten Abhandlung beschrieben hat, in einer Ebene angeordnet, welche auf der Verbindungslinie der beiden Centrosomen in deren Mitte senkrecht steht; jeder Abschnitt einer jeden Schleife ist also von den beiden Körperchen gleich weit entfernt. Diese Lagerung der Elemente in der Aquatorialebene der Spindel ist so äußerst regelmäßig, daß man bei Profilansicht der fertigen Spindel von der Gesamtheit der vier Schleifen den Eindruck eines die Verbindungslinie der Pole senkrecht schneidenden Stabes mit parallelen, geradlinigen Konturen erhält (Fig. 44 a).

Die Gruppierung der vier Kernelemente zu einander ist, wie van Beneden schon hervorgehoben hat, eine variable. Es kann eine sehr regelmäßige Sternform bestehen, indem jede Schleife ungefähr in ihrer Mitte winkelig gebogen ist und diesen Winkel der Spindelachse zukehrt, während die beiden Schenkel in radialer Richtung ausstrahlen (Fig. 44 b). Sehr häufig findet sich das in van Beneden's Fig. 20 und 21 (Taf. XIXbis) dargestellte Verhalten, wo eine Schleife von der Konvexität einer anderen umgriffen wird. Auch in diesen Fällen zeigen die Elemente noch eine gewisse Tendenz, ihren mittleren Abschnitt der Spindelachse, die Enden der Peripherie zuzukehren, und so besteht auch hier noch eine leise Andeutung der Sternform. Allein wesentlich ist eine derartige Lagerung, wenn sie auch die Regel bildet, nicht. So sehen wir in Fig. 60 (Taf. XXI), daß der mittlere Abschnitt der Schleife den äußersten Rand der Äquatorialplatte einnehmen kann,

womit jede Ähnlichkeit mit einem „Stern“ aufhört. VAN BENEDEN läßt es unentschieden, ob derartige unregelmäßige Formen der Äquatorialplatte vor der Teilung noch in den regelmäßigen Stern der Fig. 44 b übergehen oder nicht. Diese Frage kann ich mit aller Bestimmtheit im letzteren Sinn beantworten, da wir unten eine gleiche Variabilität der Schleifengruppierung in den durch die Teilung der Äquatorialplatte entstandenen Tochterplatten werden konstatieren können.

Aus einer Vergleichung einer großen Zahl von Aquatorialplatten geht hervor, daß in der gegenseitigen Lagerung der Elemente trotz der besprochenen Schwankungen doch in mehrfacher Hinsicht eine entschiedene Gesetzmäßigkeit waltet. Erstens gilt es nach meinen Erfahrungen als ausnahmslose Regel, daß die verdickten Enden der Chromatinbänder stets die Peripherie der Äquatorialebene einnehmen. Auch bei einer im übrigen so unregelmäßigen Gruppierung, wie die der Fig. 60 (Taf. XXI) ist, liegt kein einziges Schleifenende im Innern der Platte. Zweitens ist die Gesamtform der von den vier Elementen zusammengesetzten Figur stets eine sehr regelmäßige, derart, daß die Linie, welche die periphersten Punkte der Schleifen der Reihe nach miteinander verbindet, annähernd einen Kreis beschreibt, der in seinem Zentrum von der Spindelachse durchschnitten wird. In diesem Kreis sind die Elemente ganz allgemein so angeordnet, daß das Chromatin in der ganzen Fläche ziemlich gleichmäßig verteilt ist, wie dies aus der Fig. 44 b (Taf. XX) und aus der unregelmäßigsten (Fig. 60, Taf. XXI) gerade am deutlichsten hervortritt. In diesem Verhalten offenbart sich das Bestreben, die Elemente möglichst nahe an die Spindelachse heranzuziehen und dieselben in einem so kleinen Bereich um diese Linie zn konzentrieren, als die Ausdehnung der Schleifen und ein gewisser Abstand zwischen den einzelnen Abschnitten derselben dies zuläßt.

Im Gegensatz zu meiner Beobachtung, daß die kreisförmige Äquatorialplatte stets im Mittelpunkt von der Spindelachse durchschnitten wird, kommen VAN BENEDEN und NEYT (p. 58) zu dem Resultat, „que l'axe de la figure dicentrique ne passe jamais par le centre de l'étoile chromatique“. Ich vermute jedoch, daß diese Angabe sich auf nicht völlig ausgebildete Spindeln bezieht. In allen meinen Präparaten mit fertiger Spindel projizieren sich bei polarer Ansicht die beiden einander deckenden Centrosomen auf das Zentrum der Äquatorialplatte, und bei seitlicher Ansicht wird der Stab, als welcher die Platte hier erscheint, von der Ver-

bindungslinie der beiden Pole halbiert, wie man auch das Ei um diese Achse rotieren mag.

Der Durchmesser der völlig ausgebildeten Aquatorialplatte variiert nach meinen Beobachtungen innerhalb sehr enger Grenzen, indem die Größe der Schleifen und der Abstand, den dieselben innehalten, von einer Figur zur anderen nur sehr geringe Differenzen aufweisen.

Die vier Elemente besitzen wie früher die Form von Bändern, die in ganzer Länge den gleichen Breitendurchmesser erkennen lassen, während der Dickendurchmesser an den Enden bedeutend zunimmt. van Beneden (3) hat konstatiert, daß diese Bänder in der Aquatorialplatte so orientiert sind, daß der Breitendurchmesser eines jeden auf der Äquatorialebene senkrecht steht. Betrachtet man demnach eine Spindel vom Pol, so erblickt man alle vier Schleifen von ihrer Schmalseite und erkennt hier die keulenförmige Anschwellung der Enden (Fig. 44 b); die Profilansicht zeigt die Elemente von ihrer Breitseite, welche die in ganzer Ausdehnung gleichmäßige Dicke der Äquatorialplatte bedingt (Fig. 44a). Während man bei polarer Ansicht alle vier Schleifen in ganzer Ausdehnung überblickt, bekommt man bei seitlicher Betrachtung bei einer und derselben Einstellung nur beschränkte Abschnitte und sehr häufig optische Querschnitte derselben zu Gesicht, welche, wenn sie dem mittleren Bereich der Elemente angehören, als feine Stäbchen erscheinen, die der Spindelachse parallel gerichtet sind. Sehr häufig zeigt ein solches Stäbchen in der Mitte eine Einschnürung als Ausdruck der von van Beneden festgestellten Längsspaltung der Elemente, von der unten ausführlicher die Rede sein wird.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des achromatischen Anteils der karyokinetischen Figur!

In gleichem Abstand jederseits von der Äquatorialplatte auf der im Zentrum derselben errichteten Senkrechten erkennen wir die beiden Centrosomen des Archoplasmas, welche nichts anderes sind als die von vielen Spindeln bekannten Polkörperchen (Fig. 44a). Dieselben haben gegen früher an Größe beträchtlich verloren, an Lichtbrechungsvermögen dagegen zugenommen. Dieses Verhalten ist bemerkenswert. In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei

Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ große blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Zentrum. Wenn der Prozeß der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Größe ab. Schon in dem Ei der Fig. 43, wo die chromatischen Elemente nahezu zur Äquatorialplatte vereinigt sind, sehen wir die beiden Körperchen kleiner geworden, und die der fertigen Spindel (Fig. 44 a) besitzen einen Durchmesser, der den ursprünglichen nur etwa um das Doppelte übertrifft. Der gleichen Korrelation zwischen der Größe der Centrosomen und dem Zustand des Archoplasmas werden wir in den beiden ersten Furchungskugeln wieder begegnen. Dieselbe demonstriert uns den engen dynamischen Zusammenhang beider Bildungen und macht es wahrscheinlich, daß die Thätigkeit der Archoplasmakugeln von Strukturveränderungen ihrer Zentren abhängig ist.

Im Umkreis eines jeden Zentralkörperchens, und durch einen hellen Hof von demselben getrennt, ist die von früheren Stadien bekannte radiäre Körnchenstruktur sichtbar, die jedoch an Ausdehnung beträchtlich abgenommen hat. Dagegen zeigen die in der Peripherie an die körnigen Strahlen sich ansetzenden fädigen Radien eine viel mächtigere Ausbildung (Fig. 44 a).

van Beneden unterscheidet den kompakten zentralen Bereich des Strahlensystems als „sphère attractive“ von den peripheren Fibrillen — auch in der neuen Abhandlung von van Beneden und Neyt ist diese Trennung festgehalten — und statuiert damit eine Differenz zwischen beiden Abschnitten, die in der Entwicklung nicht begründet ist. Denn wir haben oben erfahren, daß beide Teile aus der ursprünglich kompakten, gleichmäßig körnigen Archoplasmakugel hervorgegangen sind, daß die peripheren feinen Fädchen nur die modifizierte Rindenschicht dieser Kugel repräsentieren, indem sie durch Umwandlung der äußeren Abschnitte der körnigen Strahlen entstanden sind, in welche sie je nach ihrer Ausbildung bald näher, bald entfernter vom Mittelpunkt ohne scharfe Grenze übergehen. Die Identität des gesamten Radiensystems mit der kompakten Kugel, wie sie in den Fig. 37 und 38 vorliegt, wird aufs schlagendste durch einige meiner Präparate erwiesen, in denen, wahrscheinlich infolge einer zunächst sehr schwachen Einwirkung der Pikrin-Essigsäure, die Strahlen vollkommen kontrahiert sind. In diesen Eiern, deren eines in Fig. 58 (Taf. XXI) dargestellt ist, besteht in gleicher Größe wie früher die gleichmäßig

körnige Kugel, die gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt, und in der nur undeutlich eine radiäre Struktur sichtbar ist. Nur jener Sektor der Kugel, welcher gegen die Äquatorialplatte gerichtet ist, erscheint von völlig homogenen, an diesen Präparaten allerdings sehr undeutlichen Fasern gebildet, auf welches interessante Verhalten ich unten näher eingehen werde.

Von der Ausbreitung der Polstrahlung in der Zellsubstanz geben meine Präparate ziemlich verschiedene Bilder, die zum Teil, wie das soeben beschriebene, durch mangelhafte Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit bedingt sein mögen. Eine sehr regelmäßige Anordnung ist in dem Ei der Fig. 59 (Taf. XXI) zu erkennen. Die Radien sind ringsum ganz gleichmäßig entwickelt, im Zentrum körnig, in der Peripherie fädig und stellen in ihrer Gesamtheit sehr scharf begrenzte Kugeln dar, in welche nur die abweichend strukturierten, sektorförmigen Spindelfaserkomplexe wie fremde Körper eingefügt sind. Die an die Spindelfasern zunächst angrenzenden Radien reichen bis zum Umfang der Äquatorialplatte und sind die einzigen, die mit denen der anderen Seite in Berührung kommen. Kein einziges Fädchen erreicht die Oberfläche des Eies; vielmehr besteht zwischen der äußeren Grenze der Polsonnen und der Membran der Zelle noch ein sehr beträchtlicher Zwischenraum, der von indifferenter vakuolisierter Zellsubstanz eingenommen wird. Das Ei macht nicht den Eindruck, als ob es schlecht erhalten wäre. Eine viel unregelmäßigere Entwicklung der Polradien beobachten wir in dem Ei der schon öfter citierten Fig. 44 a. Hier ist eine gemeinsame Grenzfläche für alle Strahlen eines Radiensystems nicht zu erkennen. Einzelne sind sehr kurz und körnig, andere lang und feinfädig, und viele lassen sich bis an die Oberfläche des Eies verfolgen. Diejenigen Fädchen, welche die Spindelfasern rings umgeben, dringen größtenteils bis in die Äquatorialebene, d. h. jene Ebene des Eies, welche durch die Chromatinplatte bestimmt ist, vor und ihre Enden erzeugen hier mit denen der von der anderen Seite herkommenden Fibrillen eine bei seitlicher Ansicht des Eies verschwommene körnige Linie, die als erste Anlage der „Zellplatte“ zu betrachten ist.

Die Angaben, die van Beneden und Neyt (14) über die Ausbreitung der Polstrahlung machen, schließen sich sowohl hinsichtlich der Regelmäßigkeit der Figuren, als auch darin, daß die Strahlen nicht bis in die Äquatorialebene vordringen, sondern in einer vom Umkreis der Chromatinplatte ausgehenden zum Pol konkaven Fläche endigen, an die Verhältnisse meiner Fig. 59 an.

Dagegen sind die Resultate der genannten Forscher insofern von den meinigen abweichend, als jene Grenzfläche, die bei mir in Kugelform mit dem Centrosoma als Mittelpunkt nirgends die Eioberfläche berührt, in ihren Präparaten viel schwächer gekrümmt ist und demgemäß in geringer Entfernung von der Äquatorialebene die Oberfläche in einer kreisförmig das Ei umgreifenden Linie erreicht, welche äußerlich durch eine Furche markiert ist. Innerhalb des durch diese Linie abgegrenzten Bereichs treten alle Fibrillen bis an die Membran des Eies heran (p. 54). Obgleich ich meine Präparate nach dem Erscheinen der van Beneden-Neytschen Abhandlung speziell auf diese Verhältnisse noch einmal geprüft habe, kann ich die citierten Angaben doch an keinem meiner Eier bestätigen. Ich enthalte mich vorderhand eines Urteils, inwieweit den besprochenen Differenzen eine im Leben bestehende Variabilität der Anordnung oder eine verschiedenartige Konservierung zu Grunde liegt, und welchen Bildern im letzteren Fall der Vorzug einzuräumen ist.

Verbindet man jedes Centrosoma mit den einzelnen Punkten des Umfangs der chromatischen Äquatorialplatte durch gerade Linien, so erhält man in dem hierdurch umgrenzten Doppelkegel den Bereich der eigentlichen „Kernspindel". Im optischen Längsschnitt stellt sich dieselbe in Form zweier kongruenter gleichschenkliger Dreiecke dar, deren Spitze von dem Zentralkörperchen eingenommen wird, und die mit ihrer Basis, welche von der Äquatorialplatte gebildet wird, aneinander stoßen (Fig. 44 a). Die Fibrillen, welche diese beiden einander zugekehrten Sektoren der Archoplasmakugeln einnehmen, sind von jenen, welche die Polstrahlung zusammensetzen, scharf unterschieden. Sie sind stärker als die übrigen Radien und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig homogen. Die scharfe Abgrenzung der Spindelfasern von den Polfäden ist hauptsächlich durch dieses letztere Moment bedingt; die körnige Kugel, welche den zentralen Bereich des Radiensystems bildet (van Beneden's sphère attractive), erleidet in dem von den Spindelfasern eingenommenen Raum eine sektorförmige Unterbrechung, indem diese Fibrillen bis zum Umkreis des Zentralkörperchens als strukturlose Fädchen sich verfolgen lassen (Fig. 44 a und 59). Diese Differenz zwischen den Spindelfasern und den übrigen Radien zeigt sich am auffallendsten in der oben beschriebenen Fig. 58, wo die ganze Polstrahlung sich zur früheren Kugelform zusammengezogen hat. Hier hebt sich aus der gleichmäßig körnigen Kugel der von homogenen blassen Fäden gebildete

Spindelsektor aufs schärfste ab. Die Anordnung der citierten Figur lehrt, daß die zu den chromatischen Elementen ziehenden Archoplasmafibrillen eine spezifische Ausbildung erfahren haben, die nicht lediglich durch einen bestimmten Kontraktionszustand bedingt sein kann. Denn die axialen Spindelfasern der Figur sind genau auf den ursprünglichen Radius der Kugel verkürzt und also nicht länger als die zusammengezogenen Polradien; trotzdem sind sie nicht körnig wie diese, sondern vollkommen homogen. Ich werde auf dieses interessante Verhalten unten noch einmal zurückkommen.

Die von jedem Pol gegen die chromatischen Elemente ausstrahlenden Fädchen setzen sich an die zugekehrte Schmalseite der Elemente fest; die Spindel besteht demnach aus zwei völlig getrennten kegelförmigen Hälften, die nur durch die chromatischen Elemente miteinander verbunden sind. Diese für die Mechanik der Karyokinese äußerst wichtige Thatsache hat schon VAN BENEDEN in seiner ersten Abhandlung erkannt und klar ausgesprochen (pag. 333, 335). Allein einen Nachweis für die behauptete Konstitution der Spindel, wie man einen solchen in einer ausführlichen, mit Abbildungen ausgestatteten Abhandlung verlangen kann, hat VAN BENEDEN nicht erbracht. Es ist weder im Text die Möglichkeit einer bloßen sehr engen Anlagerung der Schleifen an kontinuierlich von einem Pol zum andern ziehende Fasern ausgeschlossen, noch lassen die in ihren achromatischen Strukturen sehr unklaren Abbildungen von dem beschriebenen Verhalten das Geringste erkennen. Die Entwickelung aber, die, wie wir gesehen haben, die Zusammensetzung der Spindel aus zwei vollkommen getrennten Hälften aufs klarste beweist, war VAN BENEDEN damals noch gänzlich unbekannt geblieben.

Es ist viel schwieriger, in der fertigen Spindel die Anheftung der Fibrillen an die Schleifen festzustellen, als während der Entstehung der Figur. Ein überzeugender Nachweis, daß die Fädchen wirklich an der dem Pol zugekehrten Seite der Elemente ihr Ende finden, läßt sich nur dann führen, wenn dieselben, wie es nicht selten vorkommt, an ihrer Anheftungsstelle die chromatische Substanz zu feinen Zacken emporziehen, so daß das Element, von seiner breiten Seite betrachtet, besonders im Farbenbild gezähnelte Ränder aufweist (Fig. 42). Diese Einwirkung der Spindelfasern auf die Schleifen haben VAN BENEDEN und NEYT (14) gleichfalls in manchen Fällen konstatieren können.

In der großen Mehrzahl meiner Präparate sind die vier Chro-

matinbänder ihrer ganzen Länge nach von den Enden der Spindelfasern besetzt. In ganz regelmäßigen Abständen, welche die Dicke einer Fibrille kaum übertreffen, folgt ein Fädchen auf das andere. Es läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß jede Schleife von beiden Polen annähernd die gleiche Zahl von Fasern erhält. Ich konnte einmal bei sehr günstiger Lagerung auf der einen Seite 23, auf der anderen 24 zählen. Wenn die Fasern nicht bis an die Enden der Elemente reichen, so ragt die Äquatorialplatte über den Umfang der Spindel mehr oder weniger weit heraus. Solche Fälle habe ich nur sehr selten beobachtet und ich lasse es unentschieden, ob hier im weiteren Verlauf noch eine Vermehrung der Fibrillen erfolgt oder nicht. Je nachdem ein Abschnitt einer Schleife der Spindelachse näher oder entfernter liegt, sind die an ihn herantretenden Fasern kürzer oder länger; zwischen den axialen kürzesten und peripheren längsten läßt sich eine Differenz in der Dicke mit Sicherheit erkennen.

Während der Durchmesser der Äquatorialplatte von einem Ei zum andern nur wenig wechselt, zeigen sich in der Länge der Spindelachse, d. h. in der Entfernung der beiden Centrosomen, gewisse Variationen. Das gleichschenklige Dreieck, als welches im optischen Längsschnitt sich jede der beiden kegelförmigen Spindelhälften darstellt, kann an seiner Spitze einen bald größeren, bald kleineren Winkel aufweisen. Einen sehr geringen Abstand der Zentralkörperchen von der Äquatorialplatte sehen wir in dem Ei der Fig. 59. Hier sind die axialsten Spindelfasern fast kürzer als der ursprüngliche Radius der Archoplasmakugeln; die Äquatorialplatte findet sich also mit ihrem zentralen Teil so nahe als möglich an jede Kugel herangezogen. Am häufigsten trifft man Bilder, wie das in Fig. 44a wiedergegebene; eine sehr viel größere Entfernung der beiden Centrosomen in der fertigen Spindel, als wir sie in dieser Figur beobachten, ist selten.

Es ist an meinen Präparaten und wahrscheinlich überhaupt nicht mit Sicherheit festzustellen, ob alle im Bereich der Spindel verlaufenden Archoplasmafibrillen sich an die chromatischen Elemente ansetzen, oder ob zwischen diesen auch freie Fädchen, die den Polradien gleichwertig wären, vorhanden sind. van Beneden und Neyt behaupten (pag. 61), daß einige Fibrillen kontinuierlich von einem Pol zum andern verlaufen, indem die beiden Kugeln vor der Ausbildung der Spindel sich nicht, wie dies in meinen Eiern zu sehen ist, vollständig voneinander trennen, sondern durch eine kleine Zahl von Fädchen in Zusammenhang bleiben, welche

auch in der fertigen Figur persistieren. Der Nachweis dieser Anordnung ist von der ausführlichen Darstellung zu erwarten; in der vorläufigen Mitteilung ist weder von der entstehenden noch von der ausgebildeten Spindel eine Abbildung vorhanden.

Von großem Interesse ist eine weitere Angabe der beiden belgischen Forscher (pag. 53), daß nämlich in jedem Radiensystem dem Kegel der Spindelfasern (cône principal) auf der entgegengesetzten Seite des Zentralkörperchens ein aus stärkeren Polradien gebildeter gleichfalls konischer Fibrillenkomplex entspricht, der als cône antipode bezeichnet wird. Die Fädchen, welche diesen ausgezeichneten Teil der Polsonne zusammensetzen, sind nur auf dem Mantel eines Kegels angeordnet und setzen sich an der Oberfläche des Eies längs einer Kreislinie an, welche äußerlich als Furche (cercle polaire) kenntlich ist. Obgleich ich diese Angaben an meinen Eiern nicht bestätigen kann, bezweifle ich doch die Richtigkeit und allgemeine Gültigkeit derselben um so weniger, als ich in den Hodenzellen des Flußkrebses genau das gleiche Verhalten in allen Spindeln habe konstatieren können.

Vergleichen wir die Spindel oder den Amphiaster mit den oben beschriebenen Monasteren (Fig. 62 und 63, Taf. XXI), so ergiebt sich in den Beziehungen der chromatischen Äquatorialplatte zu j e d e r der beiden Archoplasmakugeln eine fast vollkommene Übereinstimmung mit der Anordnung, welche die chromatischen Elemente in jenen Figuren zu e i n e r der beiden Kugeln erkennen lassen. Wie im Monaster, so sind auch im Amphiaster die Schleifen zu einer regelmäßigen Fläche vereint und in dieser Fläche so orientiert, daß sie dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehren; wie dort finden wir die spezifische Ausbildung der gegen die Elemente gerichteten Archoplasmafibrillen und die Verbindung derselben mit der zugewandten Seite der Schleifen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Elemente im Monaster in einer Kugelfläche gruppiert sind, welche das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, während sie im Amphiaster in einer Ebene ausgebreitet sind. Diese Abweichung wird dadurch bedingt, daß hier auf jeden Chromatinkörper b e i d e Kugeln, aber auf entgegengesetzten Seiten und in entgegengesetzter Richtung einwirken. Indem jede Kugel bestrebt ist (siehe oben), die vier Elemente zu einer Kugelfläche um sich zu vereinigen, zwei Kugeln aber nur einen einzigen Punkt gemeinsam haben können, so muß, da es sich ja um eine Platte von beträchtlicher Ausdehnung handelt, die beiden Systemen zugleich angehört, jeder Pol so weit nachgeben, bis eine Fläche er-

reicht ist, in der die entgegengesetzt wirkenden Kräfte einander aufheben, und diese Fläche ist die den beiden Kugeln gemeinsame Tangentialebene oder die Äquatorialebene der Spindel. Die mathematische Regelmäßigkeit in der definitiven Lagerung der Elemente beweist, daß die beiden Pole genau die gleiche Kraft ausüben, speziell, daß die beiden an entgegengesetzten Punkten der Schleifen angreifenden Fibrillen bei gleicher Länge die gleiche Stärke besitzen.

Nachdem wir im Vorstehenden die Beziehungen zwischen den Archoplasmakugeln und den Kernelementen von ihren ersten Anfängen an bis zur völligen Ausbildung in einzelnen Stadien betrachtet haben, sind wir in der Lage, aus den uns dabei bekannt gewordenen Struktur- und Lagerungsverhältnissen, aus der gegenseitigen Anordnung der einzelnen Teile und der materiellen Verbindung derselben ein allgemeines zusammenhängendes Bild der Spindelentstehung zu abstrahieren: die momentanen Zustände, die wir kennen gelernt haben, zu einer kontinuierlichen Bewegung aneinanderzufügen, anzugeben, welche Eigenschaften den einzelnen Teilen zukommen müssen, um den immer gleichen Erfolg zu ermöglichen, und die Kräfte zu präzisieren, aus denen sich das Endresultat: die fertige Spindel, mit Notwendigkeit ableitet.

Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden Archoplasmakugeln. Aus der gleichmäßig granulierten Masse differenzieren sich körnige Radien, die zunächst mit ihren peripheren Abschnitten in homogene Fädchen übergehen. Diese Fibrillen strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und gewinnen auf Kosten der zentralen körnigen Teile immer mehr an Ausdehnung. Einige treffen auf die chromatischen Elemente und heften sich mit ihren Enden hier fest. Es ist schwer zn entscheiden, ob dieses Zusammentreffen ein zufälliges ist, oder ob die Schleifen eine gewisse Attraktion auf die Archoplasmafädchen ausüben. Man könnte das letztere daraus schließen, daß, wie wir gesehen haben, in den frühesten Stadien, in denen die Verbindung besteht, die Fibrillen sehr häufig an einen bestimmten Teil der Elemente, nämlich an den mittleren Abschnitt (Fig. 40, Taf. XX, und 56, Taf. XXI) herantreten. Allein da dies durchaus nicht ausnahmslos geschieht, kann dieser Erscheinung kaum eine besondere Bedeutung zugesprochen werden. Ich neige mich vor der Hand eher zu der

ersteren Möglichkeit. Denn einmal ist die Zahl der sich anheftenden Fädchen im Anfang eine so geringe (Fig. 56, Taf. XXI), daß man be der allseitigen Ausbreitung der Radien in der Zellsubstanz wohl ein zufälliges Zusammentreffen annehmen darf, und zweitens beobachtet man sehr häufig, daß einzelne Schleifen lange Zeit nur mit einer Kugel in Verbindung stehen (Fig. 40 und 42), obgleich dieselben, wie andere Eier lehren, von der anderen Kugel nicht so weit entfernt sind, daß von hier aus die Fädchen nicht heranreichen könnten. Ist aber einmal eine Schleife mit einem Pol in Verbindung gebracht, so scheinen die festgehefteten Radien auf die ihnen zunächst benachbarten noch indifferenten einzuwirken, derart, daß diese letzteren der Reihe nach in gleicher Richtung sich ausdehnen und so allmählich das Chromatinband seiner ganzen Länge nach mit Beschlag belegen. Denn diese kontinuierliche Besetzung der Elemente, wie wir sie in der fertigen Spindel beobachten, kann nicht das Werk des Zufalls sein.

Alle Fädchen, die von der einen Kugel an ein Element herantreten, setzen sich ausschließlich an die eine Schmalseite desselben fest, alle von der anderen Kugel stammenden ebenso ausschließlich an die andere. Diese Thatsache muß ihren Grund in drei ihrem Wesen nach ganz dunklen Einrichtungen haben, deren Wirkungsweise sich folgendermaßen ausdrücken läßt:

1. Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2. Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3. Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Wir werden unten erfahren, daß von den beiden Schmalseiten einer Schleife jede einem anderen der beiden zu bildenden Tochterelemente zu teil wird, indem der bandförmige Körper durch Längsspaltung in zwei halb so breite Bänder zerlegt wird. Da nun diese beiden Schwesterfäden zur Zeit der Spindelentstehung wahrscheinlich immer und oft (Fig. 57, Taf. XXI) äußerlich sichtbar schon in der Mutterschleife vorgebildet sind, so können wir die in den Beziehungen zwischen Archoplasma und Kernelementen

erkannte Gesetzmäßigkeit auch folgendermaßen aussprechen: Jedes in einem Mutterelement vorbereitete Tochterelement gestattet nur den Fädchen eines einzigen Poles sich anzuheften, und diese Verbindung macht dem betreffenden Pol die Anheftung an den zugehörigen Schwesterfaden unmöglich. Den ersten Teil dieses Satzes werden wir unten in den mehrpoligen Spindeln, die für die Erkennung der bei der Karyokinese wirkenden Kräfte überhaupt sehr wertvoll sind, in frappantester Weise bestätigt sehen. Die Notwendigkeit der besprochenen Einrichtungen für das Zustandekommen einer regulären Teilung und die Garantieen, die dieselben hierfür bieten, brauchen nicht besonders horvorgehoben zu werden.

Man könnte der Ansicht sein, daß jeder Schwesterfaden von vornherein für einen bestimmten Pol prädestiniert sei und deshalb nur mit diesem in Verbindung trete. Eine solche Anschauung, die an den zweipoligen Spindeln nicht widerlegt werden kann, wird durch die Anordnung in den mehrpoligen Figuren im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ich glaube auf Grund der Verhältnisse, die sich hier konstatieren lassen (siehe unten), daß es rein Sache des Zufalls ist, welches der beiden Tochterelemente jedem Pol zu teil wird.

Die an eine Schleife festgehefteten Fibrillen suchen sich zu kontrahieren, und diese Kontraktion kann so weit gehen, daß die Länge der Fädchen dem Radius der ursprünglichen Kugel gleichkommt. Die Kontraktion bedingt eine entsprechende Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Punkt der Schleife, an den die Fibrillen herantreten.

Die Kontraktilität der Fibrillen kann keinem Zweifel unterliegen; man braucht z. B. nur die Fig. 40, welche ein frühes Stadium der Spindelbildung repräsentiert, mit der fertigen Spindel der Fig. 44 zu vergleichen, um zu erkennen, daß die an eine Schleife sich festsetzenden Fädchen im Verlauf des Prozesses sich auf weniger als die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen können.

Durch die Fähigkeit, sich zu verlängern und zu verkürzen, charakterisieren sich die Archoplasmafädchen als muskulöse Fibrillen und alle für „Muskeln“ geltenden Gesetze können auch für unsere Zellenorgane Anwendung finden.

Da die Fibrillen bei ihrer Kontraktion einen Widerstand zu überwinden haben, so fragt es sich, wie viele Fädchen hierzu

nötig seien, ob schon ein einziges eine Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Element bewirken könne oder ob eine größere Anzahl erforderlich sei. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu geben bin ich nicht imstande; denn erstens kommen Stadien, wo nur ein Fädchen an eine Schleife herantritt, äußerst selten zur Beobachtung, und zweitens kann die Kontraktion im einzelnen Fall ja bloß aus der Lagerung des Elements erschlossen werden, und da ist es für den Anfang sehr schwer zu entscheiden, ob man es noch mit der ursprünglichen Lage oder schon mit einer vom Archoplasma beeinflußten zu thun hat. Überdies werden wir unten sehen, wie diese Frage sehr wesentlich von der zwischen Element und Centrosoma bestehenden Entfernung abhängig ist. Mit Sicherheit läßt sich angeben, daß für größere Entfernungen (Fig. 40) eine geringe Zahl von Fibrillen (3—4) Kraft genug entwickelt, um eine Attraktion zu bewirken.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß eine kontrahierte Spindelfaser einen ganz anderen Habitus besitzt als ein auf dieselbe Länge verkürzter Polradius, ein Verhalten, das uns aus der oben schon besprochenen Fig. 58, Taf. XXI, wo die Polstrahlung abnormerweise zur früheren Kugelform zusammengezogen ist, sehr deutlich entgegentritt. Die kontrahierten Polfäden sind wie früher körnig, die Spindelfasern von gleicher Länge vollkommen homogen und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig dick. Diese Differenz wird wohl dadurch bedingt sein, daß die ersteren bei der Verkürzung lediglich sich selbst bewegen, während die letzteren zugleich einen Widerstand zu überwinden, bez. einem entgegengesetzt wirkenden Zug das Gleichgewicht zu halten haben. Es vollzieht sich also bei der Arbeit, welche die an die Schleifen festgehefteten Fibrillen zu leisten haben, eine Strukturveränderung in ihnen, wodurch dieselben, genau genommen, erst jetzt zu Muskeln werden, während die indifferenten Polradien auf diesen Namen noch keinen Anspruch erheben können.

Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur „Äquatorialplatte" das Resultat der vermittelst dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln.

Daß die Archoplasmafibrillen die Bewegung der Schleifen beeinflussen, und zwar derart, daß sie dieselben ihrem Centrosoma nähern, das geht aus der Kontraktion dieser einerseits in ihrer

Kugel, andererseits an den Elementen befestigten Fädchen mit Notwendigkeit hervor. Allein es wäre denkbar, daß die Ausbildung der Spindel noch von anderen Kräften abhängig sei. Fragt man sich, welcher Art diese sein könnten, so läßt sich angesichts des Endresultats wohl nur eine, sei es anziehende, sei es abstoßende Fernwirkung der Kugeln auf die Elemente in Betracht ziehen. Prüft man jedoch die Anordnung der chromatischen Elemente in den verschiedenen Stadien und unter verschiedenen Bedingungen mit Rücksicht auf diese Frage, so läßt sich nicht der geringste Anhaltspunkt finden dafür, daß außer der Wirkung der Fibrillen noch andere Kräfte auf die jeweilige Lage der Schleifen von Einfluß seien. Mögen die Elemente mit einer oder mit beiden Kugeln, durch eine geringe oder große Zahl von Fasern verbunden sein: immer ist ihre Lage als das Resultat des Zuges dieser Fädchen erklärbar, während eine damit konkurrierende Kraft, welche die Wirkung der Fibrillen modifizieren würde, sich nirgends erkennen läßt. Ich habe schon oben auf die Wichtigkeit der Monasterfiguren in dieser Hinsicht aufmerksam gemacht, da diese mit der Annahme einer Fernwirkung der Kugeln völlig unvereinbar sind.

Dürfen wir sonach für den ganzen Prozeß der Spindelbildung die Kontraktion der Archoplasmafibrillen verantwortlich machen, so leiten sich aus dem Zustandekommen eines stets gleichen Endresultats gewisse Eigenschaften dieser Fibrillen ab, die wir nun betrachten wollen. Um dieselben zu erkennen, dürfen wir uns nicht an die entstehende Figur halten, sondern müssen die fertige Spindel zu Rate ziehen; denn von dem Zustand, den wir in einem bestimmten Moment der Entwickelung fixieren, vermögen wir nicht von vornherein anzugeben, wie derselbe unter der bestehenden Kombination von Schleifen und Fibrillen sich zunächst weiterentwickeln würde, wir wissen nicht, ob eine Schleife in dem gegebenen Augenblick in Ruhe oder in Bewegung ist, wie groß die von beiden Kugeln ausgehenden Zugkräfte sind, und zu welcher Gesamtwirkung dieselben sich kombinieren. In der fertigen Spindel dagegen haben wir ein sicheres Maß der wirkenden Kräfte; denn hier ist die Bewegung zu Ende, es herrscht vollkommenes Gleichgewicht; die Kraft, die auf der einen Seite der Schleifen angreift, muß der der anderen Seite absolut gleich sein.

Wir haben oben gesehen, daß in der ausgebildeten Spindel an jede Seite einer Schleife vielleicht genau, jedenfalls aber nahezu die gleiche Zahl von Fibrillen herantritt, und daß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht. Da

hiernach zwei an entsprechende Punkte sich ansetzende Fädchen gleiche Länge besitzen und unter gleichen Winkeln angreifen, der zwischen ihnen eingeschaltete Schleifenabschnitt aber in Ruhe ist, so folgt daraus, daß zwei in entgegengesetzter Richtung wirkende Fibrillen von gleicher Länge einander das Gleichgewicht halten. Es läßt sich also ganz allgemein der Satz aussprechen: Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke. Dieses Verhalten ist meines Erachtens nur möglich, wenn alle Archoplasmaradien beider Kugeln untereinander identisch sind, d. h. wenn dieselben bei gleicher Länge den gleichen Querschnitt besitzen und im gleichen Kontraktionszustand sich befinden. Die Beobachtung, soweit dieselbe bei so feinen Strukturen, die eine Messung nicht gestatten, in Betracht kommen kann, bestätigt diesen Satz. Die beiden ruhenden Archoplasmakugeln sind von gleicher Größe; auf jeden Radius muß annähernd die gleiche Zahl von Mikrosomen treffen. Bei der strahligen Ausbreitung der Kugeln in der Zellsubstanz besteht eine sehr deutlich erkennbare Korrelation zwischen der Länge eines Radius und der Reduktion der ihm zu Grunde liegenden Mikrosomen. In den äußerst regelmäßigen Polsonnen der Fig. 59 (Taf. XXI) besitzen alle Radien gleiche Länge und, soweit sich dies ermitteln läßt, gleiche Dicke, und alle zeigen das gleiche Verhältnis zwischen ihrem körnigen und ihrem fädigen Abschnitt. Auch die gleiche Dicke einander opponierter Spindelfasern, sowie die geringere Dicke der längeren peripheren Fasern gegenüber den axialen spricht für die Richtigkeit der gemachten Annahme. Dieselbe involviert den weiteren Satz: daß von zwei verschieden langen Fibrillen die längere weniger kontrahiert ist und demnach — nach einem allgemeinen Satz der Muskelphysiologie — die stärkere Wirkung auszuüben vermag.

Ich glaube, daß aus den aufgeführten Eigenschaften der chromatischen Elemente und der Archoplasmafibrillen und aus der Art, wie beide miteinander in Verbindung treten, die Anordnung der Schleifen zu einer in der Mitte der Verbindungslinie der Centrosomen auf dieser Geraden senkrechten Platte mit Notwendigkeit folgt. Dieses in allen Eiern gleiche Resultat wird jedoch in einem jeden unter anderen vermittelnden Bildern erreicht werden. Denn die anfängliche, äußerst wechselnde Lage der Schleifen zu den beiden Kugeln, der größere oder geringere Abstand aller oder einzelner Schleifen von einem oder von beiden Archoplasmakörpern, die bald sehr große, bald verschwindende Entfernung zwischen dem männlichen und weiblichen Schleifenpaar, die zum Teil durch diese Ver-

hältnisse bedingte zeitliche Differenz in der Ausbildung der Verbindung zwischen den Fibrillen und den einzelnen Schleifen, die oft lang dauernde einseitige Beziehung eines Elements zu nur einer Kugel, die anfangs verschiedene Zahl der auf jeder Seite sich anheftenden Fädchen — alle diese Momente, denen sich noch eine Reihe weiterer hinzufügen ließe, müssen eine unendliche Variabilität in den Bildern der Spindelentstehung zur Folge haben.

Aus dieser Mannigfaltigkeit können nur wenige spezielle Fälle herausgegriffen und mit Rücksicht auf die erkannten Kräfte näher betrachtet werden. Dabei werden sich einige weitere Folgerungen ergeben, die durch gewisse noch nicht besprochene Verhältnisse der Abbildungen ihre Bestätigung finden.

Setzen sich an eine Schleife nur Fibrillen von einer Kugel an, so werden, wenn diese Fädchen sich möglichst kontrahiert haben, die Anheftungsstellen alle gleich weit von dem Centrosoma entfernt sein; die noch unbesetzten Abschnitte der Schleife werden infolge ihres Zusammenhangs mit den angehefteten nachgezogen, bis auch an sie Fädchen herantreten, wodurch sie dem Zentralkörperchen ebenso genähert werden, wie jene. Dieses Resultat sehen wir in den Monasterfiguren (Fig. 62, 63) erreicht.

Ist eine Schleife von beiden Centrosomen gleich weit entfernt und mit beiden Polen durch die gleiche Zahl von Fibrillen verbunden, so wird dieselbe, wenn die Fädchen sich kontrahieren, in senkrechter Richtung gegen die Verbindungslinie der Zentralkörperchen bewegt; sie wird, in gleichem Abstand von beiden Polen, zur Ruhe kommen, wenn die attrahierenden Fädchen möglichst mit dieser Geraden zusammenfallen. Wäre die Verbindung mit jeder Kugel nur durch ein einziges Fädchen vermittelt, so wäre die Ruhelage des Elements dann erreicht, wenn diese beiden Fibrillen genau in eine Gerade, nämlich in die Spindelachse, fielen. In dieser Geraden müßten selbstverständlich auch die angehefteten Punkte der Schleife liegen, während die Lage aller übrigen Abschnitte gleichgültig wäre. Ist dagegen das Element beiderseits in ganzer Ausdehnung von Fibrillen besetzt, so muß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Polen gleich weit entfernt sein; außerdem müssen die einzelnen Abschnitte — vorausgesetzt, daß nur ein einziges Element vorhanden wäre — zur Spindelachse symmetrisch gestellt sein.

Ist die Ruhelage der Schleife erreicht, so muß eine weitere Kontraktion der Fibrillen, falls dieselben hiezu Kraft genug besitzen, eine Annäherung der beiden Kugeln bewirken. Daß eine

solche in den meisten Fällen erfolgt, läßt sich durch eine Vergleichung der Entwickelungsstadien mit den fertigen Spindeln mit voller Sicherheit feststellen. So sind z. B. in Fig. 59 (Taf. XXI) die beiden Kugeln, die vor ihrer strahligen Umwandlung stets beträchtlich auseinandergerückt sind (Fig. 37 und 38), einander so sehr genähert, als der ursprüngliche Radius der Kugel und die Dicke der Äquatorialplatte dies zuläßt. Allerdings scheint diese Verkürzung der karyokinetischen Figur erst zu einer Zeit zu erfolgen, wo die beiden Radiensysteme unter Vermittelung der chromatischen Elemente schon durch eine große Zahl von Fibrillen miteinander in Verbindung stehen.

Ist eine Schleife dem einen Pol bereits möglichst nahe gezogen und von dem anderen weit entfernt, und treten jetzt erst von dem letzteren Fibrillen an das Element heran (solche Fälle haben wir in extremster Form in den Monasterfiguren kennen gelernt), so genügt von diesem Pol schon eine geringere Zahl von Fädchen, als auf der anderen Seite angeheftet sind, um die Schleife ihm anzunähern und von dem anderen wegzuziehen; ist die Zahl der Fibrillen auf beiden Seiten gleich, so wird das Element bis in die Äquatorialebene herübergezogen, eine größere Zahl von Fädchen von seiten des anfangs entfernteren Poles bewirkt ein Überschreiten dieser Ebene gegen diesen Pol hin. Bedürfte es noch eines Beweises, daß die Spindelbildung nicht durch eine in die Ferne wirkende Attraktion bedingt ist, so könnte diese Erscheinung: daß der entferntere Pol eine stärkere Wirkung auszuüben vermag als der nähere, den letzten Zweifel hieran beseitigen. Die stärkere Kraft der entfernteren Kugel kann nur durch die Muskelaktion erklärt werden.

Wenn, wie es wohl vorkommen kann, bei der allmählichen Vermehrung der an eine Schleife herantretenden Fädchen bald der eine, bald der andere Pol in der Zahl voraus ist, so muß das Element bald diesem, bald jenem genähert werden, dazwischen die Äquatorialebene passieren. Die Gruppierung der Schleifen zur Äquatorialplatte wird also nicht kontinuierlich von ausgedehnteren Figuren zu immer flacheren führen, sondern es wird unter Umständen schon ein sehr frühes Stadium, bei Profilbetrachtung, die Elemente ziemlich flach zusammengelagert zeigen, ein späteres wieder über einen weiteren Bereich zwischen den Polen ausgedehnt, und dieser Formenwechsel kann sich mehrmals wiederholen, bis erst zuletzt, wenn jede Schleife die definitive Fibrillenzahl erhalten hat, die regelmäßige endgültige Lagerung in der Äquatorial-

ebene zustandekommt. Die Figuren 41 und 42, wenn sie auch nicht verschiedene Zustände eines und desselben Eies darstellen, können doch illustrieren, wie in dem unzweifelhaft späteren und ausgebildeteren Stadium (Fig. 42) die chromatischen Elemente bei Profilansicht einen breiteren Raum einnehmen, also der Äquatorialplatte ferner zu stehen scheinen als die des früheren. Könnte man die Entstehung der Spindel an lebenden Eiern verfolgen, so würde man wohl — abgesehen von den in der Zahl und schließlichen Anordnung der Schleifen begründeten Unterschieden — den von Flemming bei Salamandra an lebenden Zellen beobachteten Formenwechsel konstatieren, der auf Seite 212 des Hauptwerkes mit den Worten beschrieben ist: „Der Stern breitet sich in sehr langsamen Intervallen gleichmäßig durch den Mittelraum der Zelle aus und zieht sich dann wieder in eine flachere Form zusammen, und zwar immer so, wie die Folge lehrt, daß die Abflachung der Äquatorialebene entspricht.“ Ich halte es für möglich, daß dieser Erscheinung bei Salamandra die geschilderten Verhältnisse zu Grunde liegen.

Es kann vorkommen, daß eine Schleife, die mit einem Pol durch Fibrillen verbunden ist, diesem Pol ohne eine Thätigkeit der verbindenden Fädchen genähert wird. Dieser Fall muß eintreten: 1. wenn der betreffende Pol in der oben dargelegten Weise durch Vermittelung anderer Elemente seinem Gegenüber und dadurch auch jener Schleife genähert wird, 2. wenn eine Schleife so zu beiden Kugeln gelagert ist, daß die von beiden Seiten herantretenden Fibrillenbündel einen spitzen Winkel miteinander bilden; hier muß die Kontraktion der einen Seite allein die Schleife zunächst auch dem anderen Pol näher bringen. Sind nun die Fibrillen dieses Poles nicht imstande, sich in derselben Zeit dieser Annäherung entsprechend zu verkürzen, so müssen sie gebogen werden, und zwar im letzteren Fall immer gegen den anderen Pol hin. Eine solche Krümmung ganzer Fibrillenbündel ist nun nicht ganz selten zu beobachten; sowohl in Fig. 56 (Taf. XXI) als auch in Fig. 41 (Taf. XX) ist dieselbe sehr ausgeprägt zu erkennen. Ich glaube, daß sie in beiden Fällen in der an zweiter Stelle genannten Weise zu erklären ist. Daß in Fig. 41 der Winkel, den die in Frage kommenden Fibrillenbündel miteinander bilden, kein spitzer zu sein scheint, rührt daher, daß das Element, an welches sie herantreten, ziemlich weit vor der Ebene, welche der Zeichnung zu Grunde liegt, seine Lage hat.

Es wurde oben schon hervorgehoben, daß jedes einzelne Element infolge der Kontraktion der sich beiderseits festsetzenden Fädchen möglichst in die Umgebung der Spindelachse hereingezogen wird; denn jeder Abschnitt einer jeden Schleife hat das Bestreben, mit dieser Geraden zusammenzufallen. Kann dieses Bestreben auch nicht realisiert werden, so müssen doch gewisse Konsequenzen desselben in der fertigen Äquatorialplatte sichtbar sein. Zunächst müssen die vier Schleifen möglichst nahe um die Spindelachse zusammengedrängt werden. Wir haben bei der Betrachtung der fertigen Spindel schon gesehen, daß dies in der That der Fall ist. Denn wenn auch die Elemente und die einzelnen Abschnitte eines und desselben Elements einen gewissen Abstand voneinander innehalten, so ist es doch, sobald man diesen Abstand als unüberschreitbar annimmt, ganz offenbar, daß sich die Elemente einander möglichst zu nähern suchen. Niemals findet man größere Lücken zwischen den einzelnen Abschnitten, sondern stets sind die vier Schleifen so ineinander geschmiegt, daß sie die durch die peripher gelegenen Punkte umgrenzte Fläche in ganz gleichmäßiger Verteilung ausfüllen. Weiterhin folgt aus der Kontraktilität der Spindelfasern, daß die peripher gelegenen Abschnitte in einer gegen die Spindelachse senkrechten Richtung auf die zentralen einen Druck ausüben — derselbe muß sich über die Abstände zwischen den Elementen fortpflanzen — der um so stärker ist, je weiter ein Abschnitt von der Spindelachse absteht. Steht einem solchen Teil auf der entgegengesetzten Seite nicht ein ebenso stark nach innen drängender Abschnitt gegenüber, so wird jener erstere der Spindelachse sich nähern und die in dieser Richtung gelegenen Schleifenabschnitte so weit auf der anderen Seite hinausdrücken, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Aus diesem in der Aquatorialplatte herrschenden, von allen Seiten radial gegen die Spindelachse gerichteten Druck ergiebt sich notwendig jenes oben schon betonte Verhalten, daß in der fertigen Spindel die annähernd kreisförmige Äquatorialplatte in ihrem Zentrum von der Spindelachse geschnitten wird.

Es fragt sich, wie es kommt, daß die Schleifenenden stets die Peripherie der Äquatorialplatte einnehmen. Einmal mag hierzu der Umstand beitragen, daß die ersten Spindelfasern sich sehr häufig an den mittleren Abschnitt der Schleife anheften, so daß dieser von Anfang an der Spindelachse am nächsten kommt, und zweitens könnte die beträchtliche Verdickung der Schleifenenden und deren deshalb größerer Widerstand gegen den Zug der Fibrillen

für die in Rede stehende Anordnung von Bedeutung sein. Ob diese Erklärung ausreicht, lasse ich dahingestellt sein.

Schließlich bliebe noch zu untersuchen, ob die Nebeneinanderlagerung der Elemente in der Äquatorialplatte, welche für eine reguläre Teilung unerläßlich ist, durch die im Vorstehenden dargelegten bei der Spindelbildung wirksamen Faktoren erklärt werden kann, oder ob eine bestimmte Einrichtung angenommen werden muß, welche jene Anordnung garantiert. Diese Frage läßt sich mit Bestimmtheit dahin beantworten, daß eine solche Einrichtung nicht existiert. Denn es kommen, wenn auch sehr selten, Eier zur Beobachtung, wo in der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte eine Kreuzung zweier Schleifen wirklich besteht. Ein solcher Fall findet sich bei van Beneden in Fig. 22 (Taf. XIX[bis]), und wenn sich von diesem auch nicht mit Bestimmtheit angeben läßt, ob die Ausbildung der Fibrillen schon so weit gediehen ist, um diese Lagerung zu einer definitiven zu machen, so kann ich dies um so sicherer für ein von mir beobachtetes und in Fig. 61 (Taf. XXI) abgebildetes Ei behaupten, wo die Kreuzung zweier Schleifen in der fertigen Äquatorialplatte, also nach Ausbildung aller Spindelfasern zu sehen ist. Es ist einleuchtend, daß eine geregelte Verteilung der Tochterelemente dieser beiden Schleifen nicht möglich ist. Betrachten wir die Aquatorialplatte von dem einen Pol, so kann zu diesem nur das von der höher gelegenen Schleife stammende Tochterelement gelangen, zu dem unteren nur das von der tiefer gelegenen; die beiden anderen, d. h. von der oberen Schleife das dem unteren Pol, von der unteren das dem oberen Pol bestimmte Element halten sich gegenseitig fest und können ohne Zerreißung des einen nicht an ihren Bestimmungsort geführt werden. Es läßt sich nun einsehen, daß eine solche abnorme Anordnung auch ohne die Annahme besonderer hindernder Kräfte nur ausnahmsweise eintreten kann. Dieselbe setzt eine bestimmte Lagerung der beiden Elemente sowohl untereinander als gegen die beiden Archoplasmakugeln, und außerdem ein räumlich und zeitlich ganz spezifisches Verhalten der ersten sich festheftenden Fibrillen voraus, d. h. ein Zusammentreffen verschiedener Umstände, das sich nur sehr selten verwirklichen wird. Die Kreuzung kann nämlich nur dann eintreten, wenn die Fibrillen des einen Poles an ein Element zunächst in zwei getrennten Zügen herantreten, wenn weiterhin dieses Element zwischen den beiden Anheftungsstellen der Fibrillen von einem anderen dem Pol näher gelegenen gekreuzt wird, und wenn endlich an dieses von dem anderen Pol

zwei Fibrillenbündel herantreten, welche das erstere Element zwischen sich fassen. Schon der Umstand, daß die Verbindung der Fibrillen mit den Schleifen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich zunächst an einem einzigen Punkt ausbildet und von hier successive nach beiden Seiten weiterschreitet, muß die Kreuzung zweier Elemente in der Äquatorialplatte im allgemeinen unmöglich machen.

Nachdem wir die karyokinetische Figur bis jetzt für sich allein in ihrer allmählichen Ausbildung verfolgt haben, erübrigt noch, dieselbe in ihren räumlichen und dynamischen Beziehungen zum ganzen Eikörper zu betrachten. Wie oben erwähnt, liegen die beiden Archoplasmakugeln zur Zeit ihrer radialen Differenzierung der Oberfläche des Eies meistens sehr nahe (Fig. 39) und sind ungefähr gleich weit von derselben entfernt. Aus dieser oberflächlichen Lagerung folgt die anfangs häufig so stark ausgeprägte einseitig exzentrische Gruppierung der chromatischen Elemente zur Verbindungslinie der beiden Centrosomen. Während der Ausbildung der Spindel rücken die beiden Kugeln stets etwas tiefer ins Eiinnere vor, eine Verschiebung, die wahrscheinlich auf den Einfluß der sich kontrahierenden Spindelfasern zurückzuführen ist. Relativ selten fällt die Achse der ausgebildeten Spindel mit einem Durchmesser des Eies zusammen; die gewöhnliche Lagerung ist etwa die in Fig. 67 (Taf. XXII) von einem späteren Stadium dargestellte. Die Entfernung der Centrosomen von der Oberfläche ist auch in der fertigen Spindel meistens eine gleichmäßige (Fig. 44 a); die Äquatorialplatte fällt in einen größten Kreis des Eies. Ausnahmsweise allerdings findet sich der eine Pol der Oberfläche beträchtlich genähert, wodurch eine ungleiche Größe der beiden primären Furchungskugeln bedingt ist.

In der einheitlichen Figur, die durch die Verbindung der beiden Radiensysteme vermittelst der dazwischen eingeschalteten chromatischen Elemente entstanden ist, tritt ein spezifisch ausgebildeter Hauptteil hervor, der, nachdem wir durch van Beneden und Neyt die „cônes antipodes“ (siehe oben) kennen gelernt haben, sich als ein Kompositum aus vier Kegeln darstellt, deren Achsen in eine nach van Beneden und Neyt gekrümmte, schließlich, wie ich vermute, jedoch stets gerade Linie fallen. Ich habe diese aus den ursprünglich nach allen Richtungen gleichartig entwickelten Radiensystemen in bestimmter Weise differenzierten Sektoren mit

Benützung der Angaben der genannten Forscher in Fig. 64 (Taf. XXI) schematisch dargestellt. Die beiden inneren Kegel: die Spindelhälften, stoßen mit ihrer Basis aneinander, die beiden äußeren: die cônes antipodes, berühren mit ihrer Grundfläche die Membran des Eies; je ein innerer und ein äußerer sind mit ihrer Spitze in einem der beiden Centrosomen aneinandergefügt. Alle vier Kegel stehen in einem kontinuierlichen Zusammenhang: je ein innerer und ein äußerer sind nur entgegengesetzt gerichtete, stärker entwickelte Sektoren eines und desselben Archoplasmasystems, die beiden inneren sind miteinander durch die chromatischen Elemente verbunden. Die Polkegel (cônes antipodes) sind mit ihrer Basis an die Membran des Eies festgeheftet, was sich mit Sicherheit daraus ergiebt, daß dieselben hier eine zirkuläre Furche erzeugen (van Beneden und Neyt; an meinen Eiern, die in ihrer Form nicht gut erhalten sind, ist dieselbe nicht deutlich ausgeprägt). Die Furche beweist, daß die Stellen, an welche die Fibrillen der Polkegel sich anheften, unter einem gewissen in der Richtung dieser Fädchen wirkenden Zug stehen. Da ein solcher nicht von einem beschränkten Teil der einheitlichen Figur ausgehen kann, sondern sich in deren ganzer Länge von einem Ende zum anderen gleichmäßig fortpflanzen muß, so folgt aus der Existenz der beiden Polfurchen (cercles polaires der belgischen Forscher), daß der zwischen denselben sich erstreckende fibrilläre Körper in einem Zustand gleichmäßiger Spannung sich befindet. Die Fibrillen der Polkegel sind wohl als Muskelfibrillen zu betrachten, gerade wie die Spindelfasern, mit einer ihrer Ausdehnung und Menge entsprechenden Kontraktionskraft ausgestattet. Indem dieselben mit ihrem einen Ende an der Oberfläche des Eies befestigt sind, mit dem anderen die Spindel zwischen sich fassen, werden sie durch ihr Kontraktionsbestreben die Spindelpole voneinander zu entfernen suchen, und diese Tendenz muß jedenfalls die Wirkung haben, daß die Spindelachse länger ist, als sie es ohne das Vorhandensein der Polkegel sein würde. Je stärker diese ausgebildet sind, um so höher muß die Spindel werden, und vielleicht sind die Variationen, die wir in dieser Hinsicht kennen gelernt haben, auf Rechnung einer verschieden starken Entwickelung der cônes antipodes zu setzen. Eines aber muß, wie gesagt, aus der ganzen Anordnung folgen: daß alle an der Figur teilnehmenden Fibrillen, wie die Sehne eines Bogens, in einem gewissen Grade von Spannung gehalten werden, daß sie sich, mit anderen Worten, mehr oder weniger stark kontrahieren würden, wenn sie nicht

untereinander zu einem einheitlichen Strang verbunden wären und dieser nicht mit seinen Enden an der Membran der Zelle befestigt wäre. Könnte man die Figur in irgend einem Punkt durchschneiden, so würden die Teilstücke ihrem Kontraktionsbestreben Folge leisten und sich in der Richtung der Achse gegen die Membran des Eies zurückziehen.

Das Stadium der Äquatorialplatte, des „Aster“ (Flemming), ist, wie überall, so auch bei unserem Objekt die weitaus am längsten dauernde Phase der Karyokinese, diejenige, die man in den Präparaten am häufigsten antrifft [1]). Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase“ nennen dürfen, nachdem Flemming [2]) diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präzisiert hat, daß es „das Wesen einer Phase ist, daß sie keine scharfen Grenzen hat“. Denn das Stadium der Äquatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso scharf bestimmten auf. Die Äquatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle. Sie ist erreicht, wenn die chromatischen Elemente eine solche Lage angenommen haben, daß die von entgegengesetzten Seiten ziehend auf dieselben wirkenden Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Der Moment ihres Anfangs ist also ein ganz bestimmter, wenn er sich auch in der abgetöteten Zelle nicht mit Sicherheit fixieren läßt. Ebenso scharf, ja in gewisser Hinsicht noch schärfer ist die Abgrenzung unseres Stadiums nach der anderen Seite.

Die Äquatorialplatte ist das Resultat bestimmter Eigenschaften und Kräfte der an der Karyokinese beteiligten Zellenorgane und stellt den Endpunkt einer Bewegung dar, die kontinuierlich zu ihr hinführt. Ist die Äquatorialplatte erreicht, so ist die Bewegung zu Ende, es ist ein Zustand der Stabilität eingetreten, der

---

1) Wenn Flemming (Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. An. Band XXIX) für die heterotypische Teilung der Spermatocyten von Salamandra angiebt, daß hier die „Metakinese auffallend lange dauert“, daß „die Tonnenformen fast die Hälfte der Mitosen ausmachen“ (p. 412), während der Aster wenig typisch ist (p. 406), so rührt dies, wie ich unten zeigen werde, daher, daß diese sog. Metakinese der Spermatocyten mit der sonst „Metakinese“ benannten Phase nicht identisch ist, sondern der Äquatorialplatte des Ascarideneies, dem Aster der Epidermiszellen von Salamandra entspricht.

2) An dem sub 1) citierten Ort, p. 459.

in infinitum bestehen bleiben müßte, wenn nicht ein Faktor, der bisher gar keine Rolle gespielt hat, hinzuträte und von neuem Bewegung in die Figur brächte. Dieses neue Moment ist die Längsspaltung der chromatischen Elemente. Indem dieselbe so erfolgt, daß, wie VAN BENEDEN schon erkannt hat, von den beiden Tochterelementen einer Schleife jede nur mit der einen Spindelhälfte in Zusammenhang bleibt und somit die Verbindung zwischen den beiden Archoplasmasystemen, die ja durch die chromatischen Elemente vermittelt war, gelöst wird, erfährt der einheitliche zwischen den Polfurchen ausgespannte fibrilläre Körper eine vollständige Unterbrechung, und es muß nun jene Bewegung der beiden Hälften eintreten, die wir oben für eine solche „Durchschneidung“ aus den Eigenschaften der Archoplasmafibrillen abgeleitet haben. Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente und des Wiederbeginns einer allerdings von der vorigen ganz verschiedenen Bewegung bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte.

Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung gehalten waren, müssen sich kontrahieren. Die ersteren, viel mächtiger entwickelt, sind dem Zustand möglichster Verkürzung bereits weit näher als die letzteren.

Unter den Spindelfasern selbst besteht gleichfalls eine Differenz des Kontraktionszustandes, derart, daß die peripheren im Verhältnis ihrer Länge stärker gedehnt sind als die axialen. Die Zusammenziehung der einzelnen Fibrillen wird also keine gleichmäßige sein. Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren, und somit die Centrosomen mit ihren Spindelhälften der Fixationsstelle dieser Fibrillen an der Oberfläche des Eies beträchtlich sich nähern. Gegen diese Verkürzung kann die der axialen Spindelfasern nur eine geringe sein, demgemäß die Höhe der Spindelkegel selbst nur relativ wenig abnehmen. Die peripheren Spindelfasern dagegen, die ja, wie wir oben gesehen haben, nur durch den Zug der auf der anderen Seite des chromatischen Elements angehefteten Fasern daran verhindert waren, sich auf die gleiche Länge wie die axialen zu verkürzen, können diesem Bestreben jetzt ungehindert Folge leisten, der Kegel, den die Spindelfasern bisher darstellten, muß zum Kugelsektor werden, und die zunächst ebene Tochterplatte sich zur Kugelfläche krümmen, wie wir eine solche Anordnung in den Monasterfiguren kennen gelernt haben. Denn der ganze Vorgang, den wir hier betrachten,

ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung der Amphiasters in zwei Monasteren.

Eine Betrachtung der Teilungsfiguren bestätigt diese Folgerungen auf das vollkommste. Die Fig. 65, 67, 69 (Taf. XXII) lassen deutlich erkennen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf die entgegengesetzt gerichtete Bewegung der *ganzen Spindelhäften* zurückzuführen ist, daß diese selbst in ihrer Achse sich nur sehr wenig verkürzen, successive stärker dagegen nach der Peripherie zu, so daß ihre Grundflächen und damit zugleich die daran festgehefteten Tochterplatten sich konkav gegen das zugehörige Centrosoma krümmen (vergl. auch die schematische Fig. 64a, b, Taf. XXI). Es kann als eine der stärksten Stützen für die ganze Darstellung der Spindelentstehung, gleichsam als eine Probe auf die ausgeführte Rechnung gelten, daß die eigentliche Teilung, d. h. *die geregelte Verteilung der chromatischen Elemente* auf die beiden zu bildenden Tochterzellen sich aus dem in der Äquatorialplatte erreichten Gleichgewichtszustand und dem einzigen sichtbar neu hinzukommenden Moment: der Spaltung der Chromatinschleifen, mit Notwendigkeit ergiebt.

Betrachten wir nun den Teilungsvorgang in seinen Einzelheiten.

Das erste äußere Anzeichen für die Teilung der Kernelemente giebt sich in der Umformung der anfänglich cylindrischen Knäuelfäden in *Bänder* mit angeschwollenen Enden zu erkennen. Dieser Prozeß kann sich, wir wir gesehen haben, schon zu einer Zeit vollziehen, wo das Kernbläschen noch besteht (Fig. 24, Taf. XIX); spätestens tritt die Bandform der Elemente im Beginn der Spindelbildung hervor. Da die Linie, in welcher später die Spaltung des Bandes erfolgt, stets in der Mitte der Breitseite desselben verläuft, so ist schon in dem vorliegenden Stadium entschieden, welcher Bereich einem jeden der beiden Tochterelemente zu teil werden wird.

van Beneden (3) stellt den Teilungsvorgang der Chromatinschleifen so dar, daß sich die färbbare Substanz zunächst ringsum an die Oberfläche des Körpers konzentriert, also gleichsam eine Röhre formiert, deren Hohlraum von einer weniger färbbaren Substanz eingenommen wird; daß diese Röhre sich sodann in der Mitte der Breitseiten des Bandes spaltet, und daß nun die beiden Hälften sich gegen die Schmalseiten desselben zurückziehen. So entstehen zwei parallele Fäden, die durch eine schwächer tingier-

bare Substanz (van Beneden's „lame intermédiaire“) zusammengehalten werden (pag. 327).

Nach meinen Beobachtungen wird dieses Resultat auf etwas andere Weise erreicht. Die Spaltung wird dadurch eingeleitet, daß sich in der Mitte jeder Breitseite einer Schleife in deren ganzer Länge eine Furche ausbildet, wodurch der Querschnitt, der vorher stäbchenförmig war, nun bisquitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 44 a). Diese eingeschnürte verdünnte Partie macht bei der Betrachtung des Bandes von der breiten Seite den Eindruck, als sei sie weniger stark gefärbt, ja schließlich erscheint dieselbe vollkommen farblos (Fig. 57, Taf. XXI), sei es nun, daß sich die Tinktion wegen der starken Verdünnung nicht mehr nachweisen läßt, sei es, daß sich alle färbbare Substanz der Schleife gegen die Ränder zurückzieht, und nun zwischen den beiden so gebildeten Schwesterfäden eine achromatische Lamelle (van Beneden's „lame intermédiaire) zurückbleibt.

Die Längsspaltung ist eine selbständige Lebensäußerung, ein Fortpflanzungsakt der chromatischen Elemente. van Beneden und Neyt (14) scheinen es für möglich zu halten, daß die Spaltung erst passiv in der Spindel durch die von beiden Seiten ziehenden Fibrillen hervorgerufen werde (pag. 67). Das ist sicher nicht der Fall, wenn auch diese Frage bei Ascaris megalocephala nicht so leicht zu entscheiden ist wie in vielen anderen Fällen. Es liegt ja bereits eine nicht unbeträchtliche Zahl von Beispielen vor dafür, daß die Spaltung der Chromatinelemente schon zu einer Zeit sich vollziehen kann, wo von der Spindel noch nicht die geringste Spur nachzuweisen ist: ja wir haben sogar bei der Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala im ersten Heft dieser Studien gesehen, daß sich in den Elementen eine Spaltung vorbereiten kann, die erst bei der zweitfolgenden Zellteilung wirklich zum Vollzug gelangt. Bei der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala ist es dagegen die Regel, daß die Längsspaltung erst dann zur Ausbildung kommt, wenn die vier Schleifen bereits ihre definitive Lagerung in der Äquatorialebene der Spindel eingenommen haben. Man begegnet sehr häufig fertigen Spindeln, deren Chromatinbänder noch keine Andeutung jener Einschnürung erkennen lassen, durch welche die Teilung eingeleitet wird; andere Eier des gleichen Stadiums zeigen das erste Auftreten der beschriebenen Furchen und die allmähliche Durchschnürung des einfachen Bandes in zwei Hälften. Diesen Befunden gegenüber ließe sich in der That die

Anschauung vertreten, daß die Verdoppelung der chromatischen Elemente durch den Zug der sich beiderseits an dieselben festheftenden Fibrillen verursacht sei.

Allein es läßt sich auch für unser Objekt, wenn auch selten, so doch mit voller Sicherheit, der Nachweis führen, daß die Teilung nicht auf diese passive Weise zustandekommt. Ich habe in Fig. 57 (Taf. XXI) ein Ei abgebildet, wo die Spindel eben in Bildung begriffen ist und in dem sich die Spaltung der Elemente bereits aufs deutlichste zu erkennen giebt. Die chromatische Substanz ist zu parallelen Fäden auseinandergerückt, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden, und zwar ist es bemerkenswert, daß dieser Prozeß in allen vier Schleifen genau gleich weit gediehen ist. Besonders die rechts oben gelegene Schleife, an die erst von dem einen Pol Fibrillen herantreten, stellt es außer Zweifel, daß die Teilung nicht durch den Zug der Spindelfasern bedingt sein kann, sondern als ein Lebensprozeß der Schleifen zu betrachten ist, von gleicher Selbständigkeit wie die Teilung einer Zelle oder eines vielzelligen Organismus.

Von dieser eigentlichen, wesentlichen Teilung, der Spaltung des Elements in zwei Tochterelemente, ist jedoch scharf zu unterscheiden die Trennung dieser beiden Hälften, d. h. eine so völlige Unterbrechung des Zusammenhangs zwischen beiden, daß sie, wenn sie frei beweglich wären, in ganzer Länge auseinanderfallen würden. Das Ascariden-Ei ist in dieser Hinsicht weniger lehrreich als jene Zellen, in denen die Teilung der Elemente schon viel früher hervortritt. Wie lange dieselbe auch bestehen mag: die vollkommene Trennung erfolgt stets erst in der fertigen Spindel; ja, die Tochterelemente mögen, wie es vorkommt (heterotypische Teilung), bereits in ganzer Länge auseinandergewichen sein, an dem einen Ende wenigstens bleiben sie in Zusammenhang, bis sie ihre Gleichgewichtslage in der Spindel erreicht haben. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist leicht einzusehen. Würden die Tochterelemente bereits vollkommen voneinander gelöst sein, ehe sie in die Spindel eingetreten sind, d. h. ehe jeder der beiden Schwesterfäden mit einem anderen Pol in Verbindung gebracht ist, so wäre der ganze in den betrachteten Vorgängen der Spindelentstehung sich so klar offenbarende Zweck: die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden Elements auf die beiden zu bildenden Tochterzellen, verfehlt. Es muß also geradezu unmöglich gemacht sein, daß die Trennung der Tochterelemente früher erfolgt. Wie dies erreicht wird, ob es sich um ein zeit-

liches Zusammentreffen handelt, derart, daß die Elemente mit ihrer völligen Durchschnürung nicht eher fertig werden, als bis sie in die Spindel eingelagert sind, oder ob die Trennung erst durch die Einwirkung der Spindelfasern veranlaßt wird, — auf diese Frage werde ich unten noch einmal zurückkommen, nachdem wir zuvor den Prozeß des Auseinanderweichens der Tochterplatten in seinen Einzelheiten betrachtet haben.

Das früheste Stadium, welches ich von der Trennung der Tochterplatten beobachtet habe, ist das in Fig. 65 (Taf. XXII) dargestellte. Die beiden Hälften aller vier Schleifen sind genau gleich weit auseinandergerückt, die einfache Äquatorialplatte ist in zwei parallele Platten von halber Dicke gespalten, deren Abstand voneinander ungefähr dieser Dicke gleichkommt. Nur an ihren Rändern krümmen sich die beiden Platten gegeneinander, was daher rührt, daß die verdickten Enden je zweier Schwesterschleifen sich noch gar nicht voneinander entfernt haben, obgleich die Teilung auch hier vollkommen durchgeführt ist, wie der schmale, völlig farblose Zwischenraum zwischen den zusammenhängenden Enden beweist. Zwischen je zwei Schwesterschleifen erkennt man im optischen Querschnitt eine feine achromatische Verbindungsbrücke als Ausdruck einer sehr zarten Lamelle, welche die beiden Tochterelemente noch miteinander verbindet. Es ist dies die gedehnte „lame intermédiaire“ van Beneden's, die jedoch an meinen Präparaten die ihr von dem genannten Forscher zugesprochene Tinktionsfähigkeit nicht besitzt. Zwischen den Schleifenenden läßt sich wegen des zu geringen Abstandes eine solche Verbindung nicht nachweisen; ohne Zweifel besteht sie aber auch hier, und zwar vermutlich in größerer Stärke als zwischen den mittleren Abschnitten der Elemente.

Die folgenden Figuren 67 und 69 (Taf. XXII) zeigen, daß der von van Beneden schon beschriebene Zusammenhang der Schleifenenden auch bei weiterer Entfernung der Tochterplatten fortbestehen kann. Die mittleren Abschnitte der vier Tochterschleifen bilden jederseits eine Platte, die, wie die Figuren lehren, zu einer Kugelfläche gekrümmt ist, deren Mittelpunkt ungefähr mit dem zugehörigen Centrosoma zusammenfällt. Von den Rändern jeder Platte ziehen bis zu acht Chromatinfäden (die Schleifenenden) gegen den Äquator, wo sie mit den entsprechenden Enden der anderen Seite zusammentreffen und mit diesen, wie früher, durch eine achromatische Brücke verbunden sind. Die Gesamtheit der chromatischen Elemente erhält so annähernd die Form einer Tonne.

Der Winkel, unter dem die Schleifenenden von den Platten abbiegen, ist in der Regel, besonders auf späteren Stadien, ein ziemlich scharfer, meist stumpf, manchmal nahezu ein rechter (Fig. 69 und 80 b). Die Dauer des auf diese Weise vermittelten Zusammenhangs zwischen den beiden Tochterplatten ist für die einzelnen Schleifenenden eine sehr verschiedene (Fig. 69, 80 b, 87). Die zusammengehörigen Schwesterfäden können sich mit einem oder mit beiden Enden schon frühzeitig voneinander loslösen; dann sieht man in vorgerückteren Stadien (Fig. 69) diese Enden nur als kurze Zapfen von jeder Platte gegen den Äquator herabreichen und gegen annähernd gleich lange von entsprechender Stelle der anderen Platte ausgehende Fadenenden hinweisen. Zwischen anderen Schwesterschleifen persistiert die Verbindung sehr lange (Fig. 69), ja sie kann noch bestehen, wenn sich die Tochterelemente bereits in das Gerüst des ruhenden Kerns umgewandelt haben (Fig. 73). Endlich kommt es, wenn auch nach meinen Erfahrungen sehr selten, vor, daß die Trennung der vier Schleifenpaare sich von Anfang an in ganzer Länge vollzieht, so daß die vier Tochterschleifen jeder Seite mit allen ihren Abschnitten nahezu in eine Ebene zu liegen kommen (Fig. 79). Sowohl aus diesen Fällen, als auch schon aus der Variabilität in der Dauer des Zusammenhangs der einzelnen Enden geht deutlich hervor, daß diese Verbindung als etwas ganz Nebensächliches zu betrachten ist.

Zu dem gleichen Resultat kommen auch van Beneden und Neyt in ihrer vorläufigen Mitteilung (14), wo diesen Verhältnissen eine ziemlich ausführliche Darstellung gewidmet ist; die beiden Forscher haben gleichfalls bald Trennung in ganzer Länge, bald Zusammenhang an den Enden konstatiert (pag. 39). In der Erklärung, die sie für diese Variabilität aufstellen, kann ich ihnen jedoch nicht beistimmen. So viel kann ja nicht zweifelhaft sein, daß das Fortbestehen des Zusammenhangs der Enden in einer stärkeren und länger persistierenden Verkittung dieser Stellen gegenüber den mittleren Abschnitten der Schleifen seinen ersten Grund haben muß. Das zweite Moment dagegen, das van Beneden und Neyt für die Tonnenformen verantwortlich machen: das Fehlen oder die schwache Entwicklung der Spindelfasern an den Schleifenenden, kann ich, wenigstens für meine Präparate, nicht gelten lassen. Ich habe schon oben hervorgehoben, daß in der außerordentlich überwiegenden Mehrzahl der mir vorliegenden Eier mit fertiger Äquatorialplatte jede Schleife bis an ihre äußersten Enden

von Spindelfasern besetzt ist (Fig. 44a), und daß weiterhin zwar die peripheren Fibrillen etwas dünner sind als die axialen, daß dieselben aber gerade darum eine größere Kraft — worauf es in diesem Fall ja ankommt — besitzen müssen. Da nun die Eier mit Tonnenformen gleichfalls gegen solche mit in ganzer Ausdehnung getrennten Tochterplatten weitaus in der Mehrzahl sind, so kann die Erklärung der belgischen Forscher nicht zulässig sein. In der That läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Tonnenformen nicht darin ihren Grund haben, daß an den Schleifenenden der Zug der Fibrillen mangelt oder schwächer ist, sondern darin, daß die zusammenhängenden Enden in dem Maße, als die Tochterplatten auseinanderweichen, sich verlängern. Die von den Platten abbiegenden Fadenabschnitte sind nicht die ursprünglichen Schleifenenden, sondern Verlängerungen dieser Enden auf Kosten der früher hier vorhandenen Anschwellungen.

Wir haben während der Spindelentstehung und in der fertigen Spindel gesehen, daß die chromatischen Elemente an ihren Enden keulenförmig verdickt sind; wir erkennen das gleiche Verhalten noch in den Tochterplatten der Fig. 65b. Je weiter zwei Schwesterfäden mit verbundenen Enden auseinandergerückt sind, um so mehr nehmen diese Anschwellungen ab, und schließlich sind die Schleifenenden ebenso zart, ja unter Umständen noch feiner als die mittleren Abschnitte der Elemente (Fig. 69, 80b). Umgekehrt: je früher der Zusammenhang der Enden unterbrochen wird, um so dicker sind die gegen die Äquatorialplatte gerichteten Endabschnitte, was besonders aus Fig. 69 und 80b sehr klar zu ersehen ist. Die in den beiden Endplatten der Tonne verlaufenden Fadenabschnitte sind also noch genau ebenso lang wie die vier Schleifen der Äquatorialplatte; sie haben nur ihre Anschwellungen verloren, indem diese in die Bildung der meridianen Verbindungen aufgegangen sind.

Man könnte gegen diese Erklärung vielleicht aus meinen eigenen Figuren den Einwand schöpfen, daß ja hier die auseinandergerückten Tochterplatten wesentlich kleiner sind (Fig. 67 und 69) als im Moment ihrer Trennung (Fig. 65), was wohl darauf zurückzuführen sei, daß die früheren Enden jetzt außerhalb der Platte verlaufen. Allein die polaren Ansichten dieser Tochterplatten beweisen, daß die Verkleinerung der Platte darauf beruht, daß die in derselben verlaufenden Fadenabschnitte sich unter vielfachen Knickungen und gegenseitigen Verbindungen dichter an-

einander geschmiegt haben, ein Verhalten, auf dessen Einzelheiten hier nicht einzugehen ist, da dasselbe als der Beginn der Rekonstruktion der Tochterkerne mit der Teilung direkt nichts zu thun hat. Auch jene Tochterplatten, welche sich gleich von Anfang an in ganzer Ausdehnung voneinander trennen, nehmen, je weiter sie auseinanderrücken, um so mehr an Größe ab (Fig. 79).

Noch in einem zweiten Punkt kann ich mich der Darstellung der belgischen Autoren nicht anschließen. Sie bezeichnen den Teilungsmodus mit Tonnenform als „heterotypisch“, welchen Ausdruck FLEMMING für die Mitosen gewisser Generationen der Salamandra-Spermatocyten eingeführt hat, und sie folgen damit dem Vorgang des eben genannten Forschers, der die von ihm unter dem citierten Namen beschriebene Teilungsform mit den Befunden VAN BENEDEN's am Ei von Ascaris megalocephala in Parallele gestellt hat[1]). Ich kann diese Zusammenstellung nicht für gerechtfertigt halten.

Bei Ascaris megalocephala ist die Ringform der beiden Schwesterfäden passiv erzeugt durch den Zug der auseinanderweichenden Spindelhälften, in den Spermatocyten von Salamandra ist die Erreichung dieser Form ein selbständiger Akt der chromatischen Elemente, der sich (FLEMMING's Fig. 9, Taf. XXIII) vor der Ausbildung der Spindel vollzieht; dort ist die „Tonne“ ein Bewegungsstadium und darum in ihrer Form kontinuierlich wechselnd, hier ein Ruhestadium (FLEMMING, pag. 412), der Gleichgewichtszustand der Spindel, und darum unveränderlich; bei Ascaris megalocephala wird die Tonnenform durch das gemeinsame, gleichzeitige Auseinanderweichen aller Tochterelemente, den eigentlichen Kernteilungsakt, erst hervorgerufen, in den Spermatocyten von Salamandra wird sie durch den Beginn dieses Prozesses beendigt.

Die einander entsprechenden Stadien beider Teilungsformen sind also nicht diese sich äußerlich ähnlichen Zustände, sondern die Tonnenform der Salamandra-Spermatocyten entspricht der Äquatorialplatte des Ascarideneies, FLEMMING's Fig. 22 und 23 (Taf. XXIV) meiner Fig. 44a, seine Fig. 24 meiner Fig. 44b, seine Fig. 26 ungefähr meiner Fig. 65a. Die Teilung des Ascarideneies fällt vollkommen unter das Schema der „gewöhnlichen Mitose“, wo ja gleichfalls bei dem passiven Auseinanderweichen

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 410.

der Tochterelemente eine „Tonnenform“ zustandekommt (Rabl, Fig. 18, Taf. IX, Flemming, Schema Fig. 3, Taf. XXVI)[1]).

Es läßt sich nun auch einsehen, warum im Ascaridenei die Tonnenform unwesentlich ist und fehlen kann, während sie bei Flemming's heterotypischer Teilung notwendig bestehen muß. Zur Zeit, wo bei Ascaris entweder die vollständige Trennung der Schwesterfäden in ganzer Länge oder ihr Übergang in die Ringform eintritt, ist jeder dieser Schwesterfäden längst mit einem der beiden Pole in Verbindung gebracht, die richtige Verteilung derselben demnach bereits gesichert. Nicht so in den Spermatocyten von Salamandra. Hier weichen die zunächst parallelen Schwesterfäden schon zu einer Zeit auseinander, wo von der Spindel noch nichts zu sehen ist; würden sie jetzt schon in ihrer ganzen Länge auseinanderfallen, so wäre ihre geregelte Vertheilung, wenigstens nach den Erfahrungen am Ascaridenei (siehe oben: Spindelentstehung), unmöglich. Sie müssen also mindestens mit dem einen Ende ihren Zusammenhang bewahren, bis sie in die Spindel eingetreten sind. Somit bleibt der heterotypischen Teilungsform ihre von Flemming begründete Selbständigkeit bewahrt, wenn ja auch, wie dieser Forscher selbst betont, ein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen bis jetzt bekannten Teilungsarten nicht besteht[2]).

Wenden wir uns nun zurück zur Mechanik der Teilung.

van Beneden hat bereits in seiner großen Abhandlung, auf Grund seiner Resultate über die Konstitution der Spindel, den Satz aufgestellt, daß das Auseinanderweichen der Tochterplatten, „la marche vers les pôles“, auf die Kontraktion der an die Tochterelemente angehefteten Spindelfasern zurückzuführen sei, und er hat sich damit, wie ich glaube, das große Verdienst er-

---

1) In den Epidermiszellen von Salamandra ist die Tonnenform allerdings nicht durch eine Verlängerung der verkitteten Schleifenenden, wie bei Ascaris, sondern, wie die verschiedenen Stadien der Karyokinese fast mit Sicherheit schließen lassen, dadurch zu erklären, daß hier die ziehenden Spindelfasern nur an den Winkel der Tochterelemente herantreten. Für die Richtigkeit dieser Anschauung sprechen ja direkte Beobachtungen Flemming's. — Ich werde übrigens auf alle diese Verhältnisse in einem allgemeinen Teil ausführlich zurückkommen.

2) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß die heterotypische Teilung auch in den Hodenzellen von Astacus vorkommt, und daß Flemming vollkommen das Richtige getroffen hat, wenn er (l. c. p. 452) einen Teil der Carnoy'schen Bilder in dieser Weise erklärt,

worben, zum erstenmal ein richtiges Moment zur Erklärung der Teilungsmechanik aufgestellt zu haben. In der neuen, mit NEYT gemeinsamen Arbeit ist diese Anschauung festgehalten. Es ist dies zugleich, wie ich nicht unerwähnt lassen möchte, die einzige Phase der Karyokinese, welche die belgischen Forscher mechanisch zu erklären versuchen. Über die Ausbildung der Verbindung zwischen den Schleifen und den Archoplasmafädchen, über die allmähliche Entstehung der Spindel und das Zustandekommen der Äquatorialplatte finden sich auch in der neuen Abhandlung keinerlei Angaben.

Die Behauptung nun, daß die Trennung der Tochterplatten durch die Kontraktion der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Teile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen. Das geht aus meinen Fig. 65, 67, 69 (Taf. XXII) aufs klarste hervor. Der Abstand eines jeden Zentralkörperchens von der zugehörigen Tochterplatte ist in allen Stadien des Auseinanderweichens annähernd der gleiche und ebenso groß als die Entfernung der Centrosomen von der noch ungespaltenen Äquatorialplatte (Fig. 44a). Dagegen nimmt der Abstand der beiden Zentralkörperchen voneinander, dem Auseinanderrücken der Tochterplatten entsprechend, immer mehr zu. Es muß zwar zugegeben werden, daß die Teilungsbilder der Fig. 65 bis 69 aus höheren Spindeln hervorgegangen sein könnten, als eine solche in Fig. 44a dargestellt ist; allein auch dann kann die Verkürzung der Spindelkegel, die ich ja nicht durchaus in Abrede stelle, keine beträchtliche und für die Erklärung der Entfernung der Tochterplatten ausreichende sein; denn die Achse der ruhenden Spindel ist in den mir vorliegenden Eiern häufig kürzer (Fig. 59) als in dem Ei der Fig. 44a, selten länger, bedeutend länger nie. Eine Entfernung der Centrosomen, wie sie in Fig. 67a erreicht ist, habe ich in einer ruhenden Spindel niemals beobachtet.

Übrigens läßt sich auch aus VAN BENEDEN's Taf. XIX[ter] entnehmen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf das Auseinanderrücken der ganzen Spindelhälften zurückgeführt werden muß. Die bereits weit voneinander entfernten Tochterplatten in Fig. 10 dieser Tafel sind den zugehörigen Centrosomen kaum näher gerückt, als wir sie in Fig. 4,

im Moment der Spaltung der Äquatorialplatte, von diesen Körperchen abstehen sehen.

Da für die Annahme einer abstoßenden Kraft zwischen den beiden Centrosomen kein Grund vorliegt, so wird das Auseinanderweichen derselben ausschließlich auf die Kontraktion der den Spindelfasern opponierten, an die Membran des Eies festgehefteten Polradien, also in erster Linie auf die Verkürzung der von van Beneden und Neyt entdeckten „cônes antipodes“ zurückzuführen sein. Die belgischen Forscher schreiben den Fibrillen dieser Polkegel zwar auch einen gewissen Anteil an der Teilungsmechanik zu, aber nur insofern, als dieselben dem Zentralkörperchen einen Halt gewähren, damit dieses bei der Kontraktion der Spindelfasern nicht gegen den Äquator gezogen wird (p. 68).

Es läßt sich, wie ich schon oben hervorgehoben habe, aus der Konstitution, welche das in Fig. 64 a (Taf. XXI) schematisch dargestellte Fibrillensystem im Gleichgewichtszustand aufweist, mit Sicherheit der Satz begründen, daß bei einer Kontinuitätsunterbrechung des fibrillären Stranges, wie eine solche durch die Spaltung der Chromatinschleifen erreicht wird, die Fasern der Polkegel sich viel stärker verkürzen müssen als die Spindelfasern. Die letzteren formieren einen dichten Kegel, aus zahlreichen Fasern zusammengesetzt, die Polkegel dagegen sind so schwach entwickelt, daß sie an meinen Präparaten gar nicht als etwas Spezifisches nachgewiesen werden können. Jedes einzelne Fädchen dieser äußeren Kegel muß also viel stärker gespannt sein als die einzelne Spindelfaser und demgemäß, wenn die Spannung aufhört, sich auch entsprechend stärker kontrahieren. Gegen diese Verkürzung kann die der Spindelfasern kaum in Betracht kommen. Diese nehmen daher an der Auseinanderführung der Tochterplatten nur sehr geringen aktiven Anteil; ihre Hauptrolle besteht vielmehr darin, daß sie die Tochterelemente mit dem bewegten Centrosoma verbinden und dieselben dadurch zwingen, die Bewegung mitzumachen.

Damit wird auch die nicht ganz einfache Erscheinung verständlich, daß die vier Tochterelemente jeder Seite bei ihrer Wanderung mit allen ihren Abschnitten (soweit dieselben von Spindelfasern besetzt sind), in einer fast ebenen Fläche verbleiben. Sollte dieses Verhalten als Resultat der Kontraktion der Spindelfasern erklärt werden, so müßte man zu der Annahme greifen, daß alle vier Schleifenpaare mit allen ihren Abschnitten im gleichen Moment ihren Zusammenhang aufgeben. Denn wäre dies

nicht der Fall, wäre z. B. eine Schleife den anderen voraus, so müßten die durch die Spaltung entstandenen Hälften dieser Schleife einstweilen auseinanderweichen, während die anderen Paare ihren Zusammenhang noch bewahren. Und da eine solche zeitliche Differenz in der Lösung des Zusammenhangs zwischen zwei Schwesterfäden nachweisbar insofern besteht, als ja die Enden meist länger miteinander verkittet bleiben als die mittleren Abschnitte, so müßten die inneren Spindelfasern sich zunächst verkürzen, die peripheren dagegen ihre frühere Länge beibehalten, was, wie oben gezeigt worden, nicht der Fall ist. Die einzelnen Spindelfasern jeder Seite bewegen sich bei der Trennung der Tochterplatten nicht unabhängig voneinander, wie bei der Spindelentstehung, sondern sie wirken wesentlich als ein Ganzes; die Form des Kegels mit ebener Grundfläche, welche durch die Gesamtheit der von dem einen Archoplasmasystem an die vier Schleifen herantretenden Fibrillen in der Gleichgewichtslage dargestellt wird, bleibt auch in der Folge bestehen (Fig. 65, 67, 69), mit der einzigen Änderung, daß sich die anfangs ebene Grundfläche allmählich zu einer Kugelfläche um das zugehörige Centrosoma als Mittelpunkt krümmt.

Dieses Verhalten wird verständlich, nachdem wir den wesentlichen Faktor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel erkannt haben, während die Spindelfasern, von denen die axialen den höchstmöglichen Grad von Verkürzung nahezu erreicht haben, fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen.

Dabei zeigt sich nun, daß die Polkegel nicht nur die Kraft haben, sich nach völliger Unterbrechung der Kontinuität zusammenzuziehen, sondern daß sie schon zu einer Zeit, wo die Verbindung der Schwesterfäden erst bis zu einem gewissen Grad gelöst ist, den noch bestehenden Widerstand zu überwinden vermögen, indem alle Abschnitte, die noch nicht getrennt sind, gedehnt werden. In dem Ei der Fig. 65 scheinen je zwei Schwesterschleifen noch in ganzer Ausdehnung durch eine feine achromatische Lamelle in Zusammenhang zu stehen, auf späteren Stadien besteht wenigstens häufig noch ein Zusammenhang der Schleifenenden, der, wie wir oben gesehen haben, durch Dehnung dieser Endabschnitte ermöglicht wird.

Damit erledigt sich jetzt auch die oben bereits berührte Frage, ob die völlige Trennung der Schwesterschleifen ein aktiver Prozeß der chromatischen Elemente ist, oder ob dieselbe passiv

durch die Bewegung der achromatischen Figur erfolgt. Darauf läßt sich nur so antworten, daß die völlige Kontinuitätstrennung zweier Schwesterfäden, wenn sie auch schließlich aktiv erreicht werden sollte, wenigstens für das Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht notwendig ist und nicht abgewartet wird, da die sich kontrahierenden Polkegel Kraft genug besitzen, einen gewissen Zusammenhang zu überwinden und die noch bestehenden Verbindungsbrücken, auf die wir unten noch einmal zurückzukommen haben, zu dehnen, bis dieselben schließlich, sei es aktiv, sei es passiv, durchreißen.

An dieser Stelle mag noch ein im Grund als abnorm zu bezeichnendes Ei zur Sprache kommen, das geeignet ist, jeden Zweifel, der gegen die vorgetragene Teilungsmechanik vielleicht sich noch erheben könnte, schwinden zu machen. Dieses Ei, welches in Fig. 84 a (Taf. XXIII) dargestellt ist, zeigt zwei schon ziemlich weit voneinander entfernte Tochterplatten mit je vier Schleifen, von denen ich jedoch, um das Bild durchsichtiger zu machen, nur drei gezeichnet habe. Wie sonst formieren die von Spindelfasern besetzten Schleifenabschnitte jederseits eine regelmäßige zum Pol konkave Platte; auffallend sind zunächst nur die feinen Chromatinfäden, welche in scheinbar ganz unregelmäßigem Verlauf kontinuierlich von der einen Platte zur anderen hinüberziehen. Einer deutlichen Beschreibung dieser Verhältnisse zuliebe habe ich die Tochterschleifen gleicher Abstammung mit den gleichen Ziffern (I, II, III) bezeichnet, die drei dem oberen Pol zugehörigen tragen den Index a, die drei übrigen den Index b.

Das Schleifenpaar I zeigt ganz die reguläre Anordnung, die wir überall in den normalen Teilungsfiguren beobachten konnten: die mittleren Abschnitte jeder Tochterschleife liegen in der Platte, die verlängerten gedehnten Enden biegen gegen den Äquator ab und sind gegen die entsprechenden Endabschnitte der Schwesterschleife gerichtet. Ganz die gleiche symmetrische Stellung läßt sich an dem nicht gezeichneten vierten Schleifenpaar konstatieren. Die Paare II und III dagegen verhalten sich abweichend.

Fassen wir zunächst das Paar II ins Auge, so sehen wir zwar die Tochterschleife II b völlig regulär und in ganzer Ausdehnung in ihrer Platte gelagert, die Schleife II a dagegen die normalerweise eine symmetrische Stellung einnehmen sollte, zeigt einen ganz anderen Verlauf. Nur der kleine Abschnitt des Schleifenwinkels nämlich findet sich an seiner richtigen Stelle, die beiden stark verlängerten und infolgedessen verdünnten Schenkel ziehen von hier in gestrecktem Ver-

lauf schräg gegen die andere Platte, wo ihre verdickten Enden mit denen der Schleife IIb noch verbunden sind.

Eine ähnliche Unregelmäßigkeit ist an dem Paar III zu erkennen. Hier zeigt die mit dem oberen Pol verbundene Tochterschleife III a eine reguläre Lagerung: der mittlere Teil der Schleife und das eine Ende liegen in der Platte, während das andere Ende, wie ja so häufig, winkelig gegen den Äquator abbiegt. Diesem Ende steht das entsprechende der Schwesterschleife IIIb ganz symmetrisch gegenüber, und auch der zunächst sich anschließende Schleifenabschnitt (in der Figur wegen der starken Verkürzung kaum hervortretend) zeigt einen regulären Verlauf; plötzlich aber giebt die Schleife ihre Lage in der Platte auf und zieht, sehr stark gedehnt, zur Schleife III a hinüber, wo ihr Ende mit dem entsprechenden Ende dieser letzteren Schleife noch in Zusammenhang steht.

Fragen wir, wodurch diese Unregelmäßigkeit bedingt ist, da wir doch sonst (und auch hier in dem Paar I) je zwei Schwesterschleifen völlig symmetrisch zu einander gestellt finden, so ergiebt sich die Antwort aus der Anordnung der Spindelfasern. Während im regulären Verlauf und so auch in dem vorliegenden Ei bei dem Paar I die beiden Schwesterfäden vollkommen gleichmäßig von Spindelfasern besetzt sind, sehen wir bei dem Paar II nur an die Tochterschleife b in ganzer Ausdehnung Fibrillen herantreten, die Schleife a dagegen nur durch drei Fädchen, welche an den Schleifenwinkel festgeheftet sind, mit ihrem Pol in Verbindung gebracht. Umgekehrt ist von dem Paar III nur die Schleife a in ihrer ganzen Länge von Spindelfasern besetzt, während von der Schwesterschleife b kaum die eine Hälfte einen Zusammenhang mit ihrem Archoplasmasystem aufweist.

Die Trennung der Tochterelemente hat hier also schon begonnen, ehe die Spindel fertig ausgebildet war, auf einem Stadium, das ich mit Zugrundelegung der Fig. 84a in Fig. 84b schematisch darzustellen versucht habe. Die Spannung der Teilungsfigur muß schon um diese Zeit stark genug gewesen sein, den zwischen den Schwesterschleifen bestehenden Zusammenhang zu überwinden, was ohne Zweifel in einer abnorm frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente seinen Grund hat, die ja, wie oben berichtet, mit der Ausbildung der Spindel nicht genau Schritt hält. Ich erinnere hier an das oben beschriebene und in Fig. 57 (Taf. XXI) abgebildete Ei, wo ausnahmsweise schon während der Spindelentstehung die Teilung der Elemente vollzogen ist. Es scheint mir möglich, daß diese ganz außergewöhnlich frühzeitige Spaltung, wenn sich

das Ei hätte weiter entwickeln können, zu einem ähnlichen abnormen Teilungsbild geführt hätte, wie wir ein solches soeben kennen gelernt haben.

Die oben aus den normalen Figuren gefolgerte Teilungsmechanik wird durch das Ei der Fig. 84a in der überzeugendsten Weise bestätigt. Wir erkennen auch hier, daß die beiden Spindelhälften als Ganzes auseinanderweichen, wir sehen weiterhin aufs klarste, daß direkt nur jene Abschnitte der Tochterelemente bewegt werden und die „Tochterplatte“ formieren helfen, an welche Spindelfasern festgeheftet sind, während die übrigen Abschnitte nachgezogen und, falls sie mit denen der anderen Seite noch in Zusammenhang stehen, gedehnt werden.

Besonders in letzterer Hinsicht ist der Verlauf der Schleifenpaare II und III sehr charakteristisch und lehrreich. Wir haben sonst und auch in Paar I gesehen, daß, wenn überhaupt infolge eines länger bestehenden Zusammenhangs der Schleifenenden eine Dehnung erfolgt, diese sich an den Enden selbst vollzieht, auf Kosten der hier vorhandenen Anschwellungen. In unserem Fall dagegen zeigt nur das Paar III an dem einen Ende eine solche Verlängerung, während im übrigen die mittleren Schleifenabschnitte gedehnt sind. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß ganz allgemein die Dehnung an den nachgiebigsten Teilen sich vollziehen muß, und daß in dem vorliegenden Ei die am wenigsten widerstandsfähigen Teile in den von Spindelfasern nicht besetzten mittleren Schleifenabschnitten gegeben sind. Diese ersparen somit durch ihre Verlängerung sowohl den eigenen Enden als auch denen der Schwesterschleifen die Dehnung, und so erklärt es sich, warum trotz der lange andauernden Verkittung der Enden die Schleife IIIa nur auf der einen Seite, die Schleife IIb gar nicht aus ihrer Tochterplatte herausragt.

So gestatten die bei der Teilung als wirksam erkannten Faktoren auch von dem kleinsten Detail in der Anordnung der chromatischen Elemente Rechenschaft zu geben.

Haben die beiden Tochterplatten eine gewisse Entfernung voneinander erreicht, so wird zwischen denselben eine der Spindelachse parallele Streifung sichtbar, die unter dem Namen der „Verbindungsfasern“ bekannt ist (Fig. 67, 69).

In meinen Präparten ist diese Struktur von einem Ei zum anderen in sehr verschiedenem Grade sichtbar, woran vielleicht eine verschiedene Einwirkung des Reagens schuld sein mag. In

manchen Eiern, in denen die Spindelfasern und Polradien gut konserviert sind, kann ich in dem von den Tochterelementen umschlossenen Bereich nicht die geringste Spur einer Streifung erkennen; der Raum erscheint vielmehr vollkommen homogen und ist durch seine Helligkeit vor allen übrigen Partieen des Eikörpers ausgezeichnet. Auch in jenen Präparaten, wo die Streifung am deutlichsten ausgeprägt ist, macht sie doch einen verschwommenen Eindruck und unterscheidet sich dadurch, wie auch durch schwächeres Lichtbrechungsvermögen und viel geringere Dichtigkeit, ganz scharf von den deutlich als distinkte Fibrillen verfolgbaren Spindelfasern.

Die Streifung erstreckt sich von der einen Tochterplatte kontinuierlich bis zur anderen ohne jede äquatoriale Unterbrechung oder sonstige Differenzierung; außerdem erfüllt sie den tonnenförmigen von den chromatischen Elementen gebildeten Raum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung.

van Beneden läßt die Verbindungsfasern (filaments réunissants) dadurch entstehen, daß bei der Trennung der Schleifenenden nicht sofort eine völlige Unterbrechung eintritt, sondern die achromatische Grundlage der Elemente zwischen den beiden Schwesterfäden zu einem Faden ausgezogen wird und in diesem Zustand noch eine Zeit lang persistiert. van Beneden unterscheidet also die Verbindungsfasern ganz scharf und ausdrücklich von den Spindelfasern und beschränkt dieselben ausschließlich auf die Peripherie der Teilungsfigur, während die mittleren Abschnitte je zweier Schwesterschleifen durch die immer stärker gedehnte „lame intermédiaire" in Zusammenhang stehen. „Les filaments (réunissants) constituent probablement des bordures aux lames intermédiaires..." (pag. 342).

Die Anschauungen, die ich mir über die Natur der Verbindungsfasern gebildet habe, stimmen mit denen van Beneden's im wesentlichen überein. Vollkommen sicher scheint es mir zu sein, daß dieselben mit den Spindelfasern nichts zu thun haben, nicht allein auf Grund der oben dargelegten Konstitution der Spindel, sondern auch in Hinblick auf den ganz verschiedenen Habitus beider Bildungen und das völlige Fehlen der verbindenden Streifung in Eiern, in denen die Spindelfasern aufs beste erhalten sind. Denn wenn man auch annehmen wollte, daß in diesen Präparaten die Verbindungsfasern zerstört sind, so würde gerade diese Reaktion beweisen, daß dieselben etwas anderes sein müssen als die Archoplasmafibrillen.

Ich bin vielmehr mit van Beneden der Meinung, daß die in Rede stehenden Strukturen von den chromatischen Elementen ab-

geleitet und als gedehnte Verbindungsbrücken zwischen je zwei Schwesterfäden betrachtet werden müssen, nur mit dem Unterschied, daß ich nach meinen Präparaten diese Verbindung nicht allein zwischen den Schleifenenden, sondern zwischen allen Abschnitten je zweier Schleifen annehmen muß. Trotz dieser Differenz glaube ich meine Resultate doch mit denen van Beneden's fast vollkommen in Einklang bringen zu können, dadurch, daß ich die Streifung als den optischen Ausdruck der gedehnten und gefalteten „lame intermédiaire" betrachte. Wir haben diese Lamelle in Fig. 65 a zwischen den eben getrennten Schwesterfäden mit Sicherheit nachweisen können. Falls dieselbe nun, wie van Beneden nachgewiesen hat, beim weiteren Auseinanderweichen der Tochterplatten unter immer stärkerer Dehnung persistiert, so muß sie alle Biegungen und Knickungen, welche die Tochterelemente in Fig. 67 a, b und 69 a, b erkennen lassen, mitmachen und somit eine zur Spindelachse parallele Fältelung erleiden, die im optischen Längsschnitt der Spindel den Eindruck einer verschwommenen parallelen Streifung, den wir in der That bei dieser Ansicht bekommen, notwendig hervorrufen muß. Auch wäre es sehr wohl denkbar, daß die Lamelle bei fortgesetzter Dehnung sich parallel zur Spindelachse spaltet und in einzelne Fädchen zusammenzieht.

Die Verbindungsfasern van Beneden's sind demnach, wie er ja selbst hervorhebt, nichts anderes als die wahrscheinlich verdickten Ränder der Verbindungslamellen, und der Umstand, daß van Beneden im Innern der Figur die Streifung nicht beobachten konnte, rührt vielleicht daher, daß in seinen Präparaten die vier Tochterelemente, auch wenn sie schon beträchtlich von denen der anderen Seite entfernt sind, noch den sanft geschlängelten Verlauf meiner Fig. 65 bewahren, in welchem Falle natürlich die Streifung nur sehr undeutlich zum Vorschein kommen kann [1]).

Bezüglich der Gestaltung und gegenseitigen Stellung der Tochterplatten möchte ich schließlich noch auf die Fig. 72 (Taf. XXII) und 87 (Taf. XXIII) hinweisen, die erste, welche uns zeigt, daß die Gruppierung der vier Tochterschleifen von der regulären „Sternform" ebenso sehr abweichen kann, wie die der Mutterelemente (Fig. 60) in der Äquatorialplatte, die zweite, welche eine nicht

---

1) Ich will nicht unerwähnt lassen, daß nach meinen Erfahrungen die Verbindungsfasern in den karyokinetischen Figuren anderer Zellen eine von der hier gegebenen abweichende Erklärung fordern.

ganz selten zu beobachtende Verschiebung der beiden Platten gegeneinander erkennen läßt, derart, daß die eine, um die Verbindungslinie der Centrosomen als Achse, gegen die andere gedreht erscheint, wobei die noch miteinander verbundenen Schleifenenden aus ihrem ursprünglich meridianen Verlauf entsprechend abgelenkt worden sind.

In dem Maße, als die beiden Tochterplatten auseinanderweichen, nimmt die Polstrahlung an Ausdehnung ab, während ganz entsprechend die zentrale körnige Kugel an Größe und Deutlichkeit gewinnt: die Archoplasmafibrillen ziehen sich zusammen und wandeln sich dabei wieder in die körnigen Radien um, aus denen sie sich gebildet haben. Haben die Tochterplatten ihre definitive Lage, in welcher die Umbildung zum ruhenden Kern erfolgen wird, erreicht (Fig. 87, Taf. XXIII), so hat jedes Archoplasmasystem annähernd wieder die Kugelform mit den in radialen Reihen gruppierten Mikrosomen angenommen, die wir vor der Entstehung der Spindel, zur Zeit, wo die beiden Kugeln ihre Thätigkeit beginnen, konstatieren konnten. Nur jener Sektor, an dessen Basis die chromatischen Elemente angeschmiegt sind, tritt noch als lichterer Ausschnitt mit verschwommen fibrillärer Struktur hervor (Fig. 87, Taf. XXIII). Aber auch dieser Spindelsektor nimmt alsbald den Habitus der übrigen Kugel an. Indem um die vier Tochterelemente jederseits eine Kernvakuole entsteht, wovon im nächsten Abschnitt die Rede sein wird, lösen sich die Spindelfasern von den Schleifen los und gehen nun gleichfalls in den indifferenten körnigen Zustand über, so daß von jetzt an der Sektor, aus dem sie gebildet waren, in keiner Hinsicht, es sei denn durch die Orientierung zu dem entstehenden Kern, seine frühere spezifische Ausbildung und Funktion mehr verrät. So erkennen wir in Fig. 71 (Taf. XXII), wo die Rekonstruktion der Tochterkerne vor kurzem begonnen hat, nach außen von jedem Kern und vollständig von demselben getrennt, eine annähernd kugelige Anhäufung von Archoplasma, von ganz der gleichen Größe und Struktur wie in Fig. 38, und von dem Zustand dieser Figur nur dadurch unterschieden, daß das Centrosoma, welches vor der Spindelentstehung zu einer relativ großen Kugel aufgequollen war, jetzt wieder zu einem kleinen, stark lichtbrechenden Korn zusammengeschrumpft ist, eine Umwandlung, die ja, wie wir oben gesehen haben, schon in der fertigen Spindel vollzogen war.

Allein wenn auch das Stadium, das wir hier betrachten, mit jenem der Spindelentstehung vorhergehenden darin übereinstimmt, daß hier wie dort die gleichen ruhenden Archoplasmakugeln vorhanden sind, so hat sich doch das Bild im übrigen vollständig verändert. Während vor der Bildung der Spindel die beiden Kugeln weder bestimmte Beziehungen zur Kernsubstanz, noch zum Zellkörper erkennen ließen, stellen sich dieselben jetzt als Zentren dar, um die sich Kern- und Zellsubstanz symmetrisch gruppieren. Jede Kugel hat die Hälften der vier chromatischen Elemente mit Beschlag belegt und nach erfolgter Teilung der Elemente mit sich gegen das eine Ende der Zelle geführt, die andere Kugel hat sich mit den vier anderen Hälften nach der entgegengesetzten Seite zurückgezogen. Weiterhin hat sich um jede Kugel die Hälfte des Zellkörpers abgerundet und gegen die andere Hälfte durch eine Scheidewand abgegrenzt. Die eine Zelle, das Ei, hat sich in zwei Zellen, die beiden primären Furchungskugeln, geteilt.

Wir sind damit bei der Teilung der Zellsubstanz angelangt, die sich parallel mit der Kernteilung vollzieht, und die ich nur deshalb nicht in einem besonderen Abschnitt, sondern hier anschließend bespreche, weil sich an meinen Präparaten nur sehr wenig über dieselbe ermitteln läßt.

Wie van Beneden schon in seinem großen Werk hervorgehoben hat, geschieht die Teilung der Zellsubstanz durch einen zweifachen Vorgang: eine seichte, ringförmige Einschnürung der Zellenoberfläche und eine diesen Ring ausfüllende Differenzierung der Zellsubstanz, die sog. Zellplatte.

Nach meinen Erfahrungen ist die Zellplatte das Primäre, also vor dem Auftreten der Einschnürung vorhanden und in ihren ersten Spuren stets schon auf dem Stadium der fertigen Aquatorialplatte sichtbar. So erkennen wir dieselbe bereits ganz deutlich in Fig. 44 a als eine ebene, schwer näher zu bezeichnende Differenzierung der Zellsubstanz, welche sich von der Peripherie der Chromatinplatte bis an die Oberfläche des Eies erstreckt und demnach, gerade wie die Kernplatte, von beiden Centrosomen gleich weit absteht.

Wie und aus welcher Substanz des Zellkörpers die Platte gebildet wird, darüber konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen. Ich habe schon oben bei Besprechung der Polstrahlung erwähnt, daß sich an einem Teil meiner Präparate die Archoplasmafibrillen, welche sich zunächst an die Spindelfasern anschließen, bis in die Äquatorialebene verfolgen lassen, wo sie mit

denen der anderen Seite unter einem nach außen immer spitzeren Winkel zusammentreffen und dadurch die Ebene, in welcher die Zellplatte zur Ausbildung kommen soll, anzeigen. Allein in die Bildung der Scheidewand gehen dieselben offenbar nicht ein. Es läßt sich dies daraus schließen, daß in allen jenen Präparaten, in denen die Zellstrukturen mit Ausnahme des Archoplasmas zerstört sind, die Zellplatte nur in Spuren oder gar nicht nachgewiesen werden kann, während dieselbe in gleichalterigen Eiern, in denen das schwammige Gerüstwerk der Zellsubstanz sich erhalten hat, stets aufs deutlichste hervortritt. Ich habe aus diesem Grunde zur Illustrierung des Teilungsvorganges (Fig. 65, 67, 69) Präparate der letzteren Art ausgewählt; einer feineren Analyse entzieht sich die Struktur der Scheidewand allerdings auch hier. Immerhin glaube ich es als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, daß sich die Platte aus dem protoplasmatischen Fadenwerk differenziert, um so mehr als dieselbe in ihrer definitiven Form nichts anderes ist als ein Stück Zellmembran, welche Bildung man ja mit Grund als eine verdichtete Rindenschicht des Zellretikulums betrachtet.

Während sich die chromatische Äquatorialplatte in zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderrückende Tochterplatten spaltet, behält die Zellplatte ihre Lage bei und zeigt nun in jenem Bereich, der früher von den chromatischen Elementen eingenommen wurde, eine annähernd zirkuläre Unterbrechung, die jetzt von den „Verbindungsfasern" durchzogen wird (Fig. 67, 69). Diese Öffnung wird allmählich von der Peripherie gegen das Zentrum zu geschlossen, indem die Zellsubstanz von den Seiten her gegen die Spindelachse vordringt und die Zellplatte entsprechend wächst. Bei diesem Vorgang wird, wie auch van Beneden und Neyt (14) konstatiert haben (pag. 74), der Strang der Verbindungsfasern, der anfangs in Form eines Cylinders sich von einer Tochterplatte zur andern erstreckt, in seinem mittleren Abschnitt immer stärker eingeschnürt und gewinnt dadurch die Form zweier Kegelstümpfe, die mit ihren kleinen Endflächen in der Äquatorialebene zusammenstoßen und hier kontinuierlich ineinander übergehen. Solange noch ein Rest der allmählich verschwindenden Verbindungsfasern die Äquatorialebene passiert, ist in diesem Bereich die Zellplatte unterbrochen.

Das Erscheinen der Einschnürung, deren Anteil an der Zerlegung des Zellkörpers im Vergleich zu dem der Zellplatte sehr zurücktritt, ist nach meinen Präparaten zeitlich sehr variabel. In

seltenen Fällen ist dieselbe schon auf dem Stadium der Aquatorialplatte vorhanden (Fig. 44 a), in anderen Eiern dagegen läßt sich noch zu einer Zeit, wo die beiden Tochterplatten bereits beträchtlich voneinander entfernt sind, keine Andeutung derselben erkennen (Fig. 80 b, Taf. XXII). Es scheint die Regel zu sein, daß die Einschnürung zunächst einseitig auftritt (Fig. 65, 67); fällt die Spindelachse nicht in einen Durchmesser des Eies, so zeigt sich die Einbuchtung zuerst an jenem Teil der Oberfläche, welcher (in der Äquatorialebene) der Spindelachse am nächsten steht (Fig. 67). Die Ebene, welche den Grund der im optischen Schnitt meist ziemlich scharf winkelig einspringenden Furche enthält, fällt stets genau mit der Äquatorialebene der Spindel zusammen, der Scheitel des Winkels findet sich also ringsum an jener Stelle, wo die Zellplatte die Oberfläche berührt.

Im Anfang geht die homogene, deutlich doppelt konturierte Membran des Eies in dem Winkel der Einschnürung kontinuierlich von der einen Hälfte des sich teilenden Eikörpers auf die andere über und setzt sich gegen die Zellplatte scharf ab. Allmählich aber ändert sich dieses Verhalten. Die Scheidewand wird dichter, die körnig-retikulierte Platte geht in eine homogene Lamelle über, die entweder von Anfang an doppelt ist oder sich später verdoppelt, und nun setzt sich jede dieser beiden einander bis zur Berührung angeschmiegten Membranen kontinuierlich in die eine Hälfte der ursprünglichen Eimembran fort (Fig. 71). Damit ist die Zellteilung vollendet.

Wenn ich auch den vorstehenden Beobachtungen über das Zustandekommen der Zellteilung keinerlei Angaben hinzufügen kann über die Kräfte, welche diese Zerlegung bewirken, so scheint mir doch wenigstens das Eine mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden zu können, daß die Teilung der Zellsubstanz in irgend welcher Weise von den beiden Centrosomen abhängig ist. Giebt sich ein solcher Einfluß dieser Zentren auf die Zerlegung des Zellkörpers besonders klar in jenen unten zu betrachtenden pathologischen Fällen zu erkennen, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, so spricht sich derselbe doch auch schon in dem normalen Verlauf der Teilung recht deutlich aus, darin nämlich, daß die Teilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Zentralkörperchen senkrecht halbiert. Diese Körperchen mögen im übrigen liegen, wie sie wollen, ob gleich weit von der Eioberfläche entfernt, oder, wie es allerdings viel seltener vorkommt, in sehr verschiedenen Abständen von derselben, stets kommt die Zell-

platte in der Mitte zwischen beiden zur Ausbildung und in der gleichen Ebene schneidet die teilende Furche ein. Im ersteren Fall werden die beiden Tochterzellen von gleicher Größe, im letzteren steht die eine der anderen um so mehr an Volumen nach, je mehr das zugehörige Centrosoma in der fertigen Spindel der Eioberfläche benachbart war. Die Lage der beiden Zentralkörperchen ist also ausschlaggebend für die Größe der zu bildenden Tochterzellen und somit eine dynamische Beziehung dieser Gebilde zur Teilung des Zellkörpers nicht zu verkennen.

Solange über die Art dieses Einflusses keine bestimmten Aufschlüsse zu erlangen sind, wird man sich mit der allgemeinen Vorstellung begnügen müssen, daß jedes in einer Zelle vorhandene Centrosoma in einem gewissen Umkreis eine nicht näher zu bestimmende Herrschaft über das Protoplasma ausübt. Sind zwei solche Zentren vorhanden, so müssen dieselben in dem zwischen ihnen gelegenen Bereich der Zelle einander entgegenwirken und ihre Gebiete gegenseitig längs einer Fläche beschränken, in der jeder Punkt von beiden Seiten mit gleicher Stärke beeinflußt wird; besitzen die beiden Centrosomen gleiche Kraft, so muß diese Fläche zu einer Ebene werden, welche auf der Verbindungslinie der beiden Körperchen in deren Mitte senkrecht steht. Bei der Teilung des Eies wäre dieser spezielle Fall gegeben, und dem entspricht es ja auch, daß aus den Erscheinungen der Kernteilung gleiche Kraft für beide Zentralkörperchen gefolgert werden muß.

VI. Die Kerne der beiden primären Furchungskugeln.

Von der Auflösung der beiden Geschlechtskerne an beschränkten sich, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, die sichtbaren Lebensäußerungen der im befruchteten Ei vorhandenen zwei väterlichen und zwei mütterlichen Kernelemente lediglich auf den Zerfall eines jeden dieser vier schleifenförmig gestalteten Körper in zwei halb so große Tochterschleifen. Alle Bewegungen, welche sich an den Elementen, sei es vor, sei es nach ihrer Teilung, zeigten und welche zur Anordnung derselben in der Äquatorialplatte und zur Verteilung ihrer Hälften auf zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichende Tochterplatten führten, sie waren, wie ich hinlänglich bewiesen zu haben glaube, aus-

schließlich hervorgerufen durch die Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme.

Der eigentliche Kernteilungsvorgang, welcher in der Sonderung der chromatischen Elemente in zwei getrennte Gruppen besteht, ist demnach nicht ein aktiver Prozeß des Mutterkerns oder seiner einzelnen chromatischen Elemente, sondern passiv hervorgerufen durch die Thätigkeit gewisser Organe des Zellkörpers, welche diese Elemente in gesetzmäßiger Weise bewegen; der Kern — wenn dieser Begriff während des Teilungsvorganges aufrecht erhalten werden darf — teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Eine selbständige Bewegung der chromatischen Elemente, d. h. der zwei Gruppen von je vier Tochterelementen, zeigt sich erst wieder in jenen Vorgängen, welche zur Bildung zweier neuer ruhender Kerne führen: in den Erscheinungen der „Kernrekonstruktion“. Dieser Prozeß wird dadurch eingeleitet, daß die Tochterschleifen aus ihrem vorher sanft gebogenen Verlauf in einen geschlängelten und vielfach geknickten übergehen, wie dies aus einer Vergleichung von Fig. 65 b und Fig. 66 deutlich in die Augen springt. Die Krümmungen, welche die vier Mutterelemente (Fig. 44 b) und dementsprechend die Tochterelemente jeder Seite anfänglich (Fig. 65 b) aufweisen, bewegen sich in sehr gemäßigten Kurven; schärfere Biegungen oder Knickungen fehlen vollständig; die Schleifen machen einen steifen, wie erstarrten Eindruck. Ein ganz anderes Bild zeigt uns Figur 66, welche eine Tochterplatte, vom Pol gesehen, darstellt, auf einem Stadium, das hinsichtlich der Entfernung der beiden Platten voneinander ungefähr dem der Fig. 67 a entspricht. Der Verlauf der vier Schleifen ist ja im großen gar nicht verändert; speziell in dieser Figur erkennen wir die reguläre Sternform, wie dieselbe durch die gleichmäßig winkelige Biegung der vier Elemente und durch die Anordnung dieser Winkel im Zentrum der Platte bedingt ist. Allein unter Wahrung dieser Gesamtanordnung sind die einzelnen Schleifenabschnitte bald nach dieser, bald nach jener Seite in größeren oder kleineren Exkursionen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf abgewichen; das vorher leicht gebogene Element erscheint jetzt in ganz unregelmäßiger Weise geschlängelt und geknickt.

Diese Verlaufsänderung erstreckt sich jedoch zunächst nur auf jene Abschnitte der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst liegen, wogegen die auf Kosten der früheren End-

anschwellungen entstandenen, nach dem Äquator ziehenden sekundären Schleifenenden ihren geraden Verlauf bewahren. Weiterhin ist zu bemerken, daß die ersten Biegungen und Knickungen ausschließlich in der Fläche der Platte zustandekommen, nicht etwa über dieselbe herausragen, woher es kommt, daß dieselben bei genau seitlicher Ansicht der Teilungsfigur sich gar nicht bemerkbar machen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Schleifen, da mit ihrer Krümmung nicht eine entsprechende Verlängerung einhergeht, auf einen engeren Bereich zusammenrücken, womit eine allmähliche Verkleinerung des Umfangs der Tochterplatten verbunden sein muß, auf welche schon im vorigen Abschnitt hingewiesen worden ist.

Ein zweites Moment, welches als Einleitung zur Kernrekonstruktion aufzuführen ist, besteht in einer an den Kernfäden wahrnehmbaren Strukturveränderung, die, soweit ich sie an meinen Präparaten erkennen kann, nicht genau parallel mit der beschriebenen Verlaufsänderung zur Ausbildung zu kommen scheint. Schon in den in Fig. 65 b dargestellten, vor kurzem erst von ihren Schwesterhälften getrennten Tochterschleifen zeigt sich dieser Umbildungsprozeß, darin bestehend, daß die mittleren, verdünnten Fadenabschnitte durch ein in ziemlich gleichmäßigen Abständen erfolgendes Auftreten schmaler, schwächer färbbarer Partieen wie segmentiert erscheinen, eine Struktur, von der — an meinen Präparaten wenigstens — auf den vorhergehenden Stadien nichts zu erkennen ist. Ob die Segmentierung darin ihren Grund hat, daß sich der Faden von Strecke zu Strecke einschnürt, oder ob die geringere Tinktionsfähigkeit der Unterbrechungsstellen auf einer Retraktion des färbbaren Schleifenbestandteils aus diesen Abschnitten beruht, darüber vermag ich mir kein sicheres Urteil zu bilden; vielleicht spielen diese beiden Möglichkeiten eine Rolle.

Während die eben beschriebene Figur lehrt, daß das Auftreten der Gliederung der Kernfäden schon zu einer Zeit erfolgen kann, wo dieselben noch ihren gestreckten Verlauf bewahren, zeigen andere Präparate mit bereits geschlängelten Tochterschleifen von dieser Struktur noch keine Andeutung, eine Verschiedenheit, die jedoch, wie ich nicht unerwähnt lassen will, durch eine verschiedenartige Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit veranlaßt sein mag, wobei noch der Umstand Berücksichtigung verdient, daß die Segmentierung an der nur leicht gebogenen Schleife viel deutlicher hervortreten muß als an der vielfach gekrümmten und geknickten.

Wie in Fig. 65b, so sehen wir auch in Fig. 66 die Gliederung auf die mittleren Fadenabschnitte beschränkt, während die in letzterer Figur bereits etwas gedehnten Endanschwellungen noch vollkommen homogen erscheinen.

Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Kernrekonstruktion ist in Fig. 67 b zu erkennen, welche die beiden Tochterplatten des in a gezeichneten Eies bei polarer Ansicht darstellt. Die vier Kernfäden haben sich, im Vergleich zu Fig. 66, in noch dichtere, unregelmäßigere Windungen gelegt, und als Folge davon zeigt sich, daß sowohl verschiedene Abschnitte einer und derselben Schleife, als auch einzelne Punkte benachbarter Schleifen einander fast bis zu direkter Anlagerung nahe gekommen sind. In beiden Tochterplatten ist auf diese Weise jede Schleife mit ihren beiden Nachbarschleifen mindestens in einem Punkt in einer sogleich näher zu bezeichnenden Weise in Kontakt getreten.

Ein weiterer Fortschritt zeigt sich in einer schärferen Ausprägung der Gliederung der Kernfäden, indem die einzelnen Segmente sich von der ursprünglichen — wenigstens im mittleren Bereich der Schleife — gleichmäßig cylindrischen Form emanizipieren und unregelmäßige Gestalt gewinnen, während die Verbindungen zwischen denselben sich mehr und mehr zu zarten Brücken ausziehen.

Die in diesem Formenwechsel sich aussprechende selbständige Bewegung der einzelnen Fadensegmente führt nun zu einem dritten, sehr wesentlichen Moment der Kernrekonstruktion: zur Bildung zarter Fortsätze, welche seitlich aus den einzelnen Knoten der Kernfäden hervorsprossen. Die ersten Spuren dieser Ausläufer, wie sie in Fig. 67 b zu erkennen sind, finden sich ausschließlich an jenen Stellen, wo zwei Abschnitte, sei es einer und derselben Schleife, sei es zweier verschiedener Schleifen, einander fast bis zur Berührung genähert sind, und zwar in Gestalt feiner Brücken, welche diese benachbarten Teile in eine, soweit die mikroskopische Analyse reicht, kontinuierliche Verbindung miteinander bringen. Es scheint demnach, daß die Annäherung zweier Schleifenabschnitte die einander bis zu einem gewissen Grade nahe gerückten Segmente zur Bildung der Fortsätze anregt, und daß diese nun, einander entgegenwachsend, sich vereinigen. Besonders die links gezeichnete Tochterplatte der Fig. 67 b läßt die in Rede stehenden Verbindungsbrücken der Schleifenknoten, die ich zur Unterscheidung von den ursprünglichen, in der Kontinuität der einzelnen

Schleifen gelegenen Brücken als sekundäre bezeichnen will, sowohl zwischen einzelnen Abschnitten der gleichen, als auch benachbarter Schleifen deutlich erkennen. Durch die letzteren Verbindungen sind die zentralen Abschnitte der vier Elemente zu einem geschlossenen, in vielfachen Windungen und Knickungen verlaufenden Ring vereinigt, dem die acht Schleifenenden in Gestalt radialer Fortsätze anhängen. Damit ist in primitivster Form ein „Kerngerüst“ (zunächst ohne jede Spur einer Vakuole) hergestellt, aus welchem schon auf dem vorliegenden Stadium die vier Elemente nicht mehr ganz leicht, wenn auch noch mit voller Sicherheit, herauszuerkennen sind. Schon auf wenig späteren Stadien ist eine solche Analyse nicht mehr möglich, und es ist mir, wenn ich dieselbe doch versuchen, d. h. zu den acht Schleifenenden aus dem zentralen Gerüst die zugehörigen mittleren Abschnitte heraussuchen wollte, öfter begegnet, daß ich bald zu dieser, bald zu einer anderen Gruppierung gelangte.

Ein solches, nicht mehr mit Sicherheit zu analysierendes Bild ist in Fig. 68 dargestellt. Die einzelnen Segmente, in welche die mittleren Abschnitte der vier Schleifen sich gegliedert haben, sind dadurch, daß die Verbindungsbrücken zwischen denselben zu sehr zarten Fädchen reduziert sind, viel schärfer als in der vorher beschriebenen Figur voneinander abgesetzt, die Ausbildung der sekundären Verbindungen zwischen den einzelnen Schleifenknoten hat beträchtliche Fortschritte gemacht; primäre und sekundäre Verbindungsbrücken sind, wo nicht die Lage eines Abschnittes hierüber Aufschluß gewährt, nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Im Vergleich zu Fig. 67b ist der Gegensatz zwischen den zentralen Schleifenabschnitten und den Schleifenenden ein schärferer geworden, indem die ersteren untereinander zu einem, wenigstens scheinbar einheitlichen Gebilde verschmolzen sind, das sich als eine mehr oder weniger kreisförmige, aus ziemlich gleichmäßig verteilten Körnern zusammengesetzte Scheibe darstellt, wogegen die Enden ihre ursprüngliche Gestaltung und Isoliertheit sich annähernd bewahrt haben.

Den hiermit erreichten Zustand sehen wir noch etwas weiter ausgebildet in der Tochterplatte der Fig. 69b, in welcher außer den acht radialen Fortsätzen nichts mehr an die Entstehung aus den vier Schleifen erinnert. Die zentralen Abschnitte der Elemente haben sich dermaßen in Körner mit verbindenden Brücken aufgelöst und sind so vielfach miteinander in Verbindung getreten, daß in dem hierdurch gebildeten knotigen Netzwerk der Anteil, den

jede Schleife an demselben hat, unmöglich mehr nachgewiesen werden kann. Auf dem in dieser Figur erreichten Stadium zeigen sich nun auch an den isolierten Schleifenenden die ersten Spuren der Segmentierung, gerade in derselben Weise, wie wir dieselbe auf früheren Stadien an den mittleren Abschnitten konstatieren konnten. Es besteht demnach, wie sich hieraus erkennen läßt und weiterhin noch deutlicher wird, in den Umbildungen, welche die verschiedenen Schleifenabschnitte erleiden, nicht ein faktischer Unterschied, sondern nur eine zeitliche Differenz, derart, daß die Enden gegen die zentralen Abschnitte mehr oder weniger im Rückstand sind, ein Verhältnis, das schon in der verspäteten Teilung und Trennung der Schleifenenden zum Ausdruck kam und darin wohl seine Ursache hat.

Wie die in Fig. 69a dargestellte seitliche Ansicht der soeben besprochenen Kernfigur lehrt, ist auch auf diesem Stadium das chromatische Gerüst noch durchaus flächenhaft — ausschließlich in der Fläche der Tochterplatte — entwickelt, also noch als reines Netzwerk. Von einer Abgrenzung der chromatischen Figur gegen das umgebende Protoplasma, von einer Kernmembran oder auch nur einem lichteren Hof um das Chromatinnetz oder seine Ausläufer ist noch keine Spur nachweisbar.

Die ersten Andeutungen einer Membran beobachtete ich auf Stadien, wie ein solches in Fig. 70 dargestellt ist. Der Kern ist nicht bei rein polarer, sondern bei etwas schräger Ansicht gezeichnet, um einen Teil der Schleifenenden der Länge nach sichtbar zu machen. Die Fortschritte, welche dieses Bild gegenüber der Fig. 69 erkennen läßt, bestehen einerseits in einer schärferen Gliederung der Schleifenenden, andererseits in einer Verfeinerung des zentralen Netzes, indem an Stelle der früher groben Knotenpunkte nun etwa die doppelte Zahl entsprechend kleinerer vorhanden ist. Die Umbildung der chromatischen Elemente in das zarte Gerüst des ruhenden Kerns wird demnach dadurch weitergeführt, daß die ursprünglich groben Glieder der einzelnen Schleifen sich in feinere spalten, die nun abermals durch Fortsätze mit den benachbarten in Verbindung treten.

Die Kernmembran zeigt sich im optischen Schnitt als eine äußerst zarte Linie, die sich, soweit sie sichtbar ist, den Umrissen der chromatischen Figur aufs innigste anschmiegt. Der Hohlraum, den sie umschließt, besitzt also die Gestalt einer mehr oder weniger kreisförmigen, gegen das Centrosoma leicht konkav gewölbten Scheibe, von deren Peripherie, meist scharf winkelig abbiegend,

und gegen den Schwesterkern hinweisend, bis zu acht fingerförmige Fortsätze entspringen.

Außer den chromatischen Elementen wird, soweit man sehen kann, kein geformter Bestandteil der Zelle in das Kernbläschen aufgenommen. Die Spindelfasern lassen sich zwar auf Stadien, wie das eben beschriebene, nicht selten bis an die äußerste Fläche des ihnen zugekehrten Teils der Kernmembran verfolgen; hier aber finden sie stets ihr Ende.

Deutlich ausgebildet finden wir die Kernmembran in Fig. 71, welche in a die beiden Tochterkerne bei seitlicher Ansicht, in b den einen derselben von der Fläche gesehen darstellt. Da der Winkel, unter welchem die Mehrzahl der fingerförmigen Fortsätze von dem zentralen Bläschen abbiegen, nahezu ein rechter ist, treten diese Ausbuchtungen bei der Betrachtung des Bläschens von der Fläche nur als stumpfe Höcker oder gar nicht hervor.

Als wesentlichste Weiterbildung ist an dieser Figur hervorzuheben, daß die Knoten des Chromatinnetzes, die auf den bisher betrachteten Stadien alle in einer Fläche ausgebreitet waren, sich in der Weise gegeneinander verschoben haben, daß sie nun etwa in zwei Schichten übereinander liegen, wobei das Kernbläschen ungefähr auf das Doppelte seiner ursprünglichen Dicke angewachsen ist. Mit der Verschiebung der Chromatinkörner wird die Ausbildung neuer Verbindungsbrücken zwischen bisher nur mittelbar verbundenen Knotenpunkten möglich, und damit vollzieht sich der Übergang des bisher flächenhaft ausgebildeten Netzes in ein körperliches Gerüst, das lediglich seine klumpigen Knotenpunkte — unter allmählicher Vergrößerung der Vakuole — in feine Bälkchen auszuziehen braucht, um sich in das typische Chromatinretikulum eines ruhenden Kerns zu verwandeln.

Die Schleifenenden, soweit sie in den Ausstülpungen der Kernmembran verlaufen, haben sich bereits in ein sehr feines und dichtes Gerüstwerk aufgelöst und sind damit, während wir sie bisher den zentralen Abschnitten gegenüber stets im Rückstand gefunden haben, diesen vorausgeeilt.

Die beiden nächsten Figuren (73 u. 74) zeigen uns die weiteren Umbildungen des Kerns bis zu jenem Zustand, von dem aus die folgenden Veränderungen bereits die Einleitung zur nächsten Teilung darstellen. In Fig. 73, auf deren Besonderheiten ich unten zu sprechen komme, sehen wir das vorher knotige Retikulum zu einem feinfädigen Maschenwerk ausgedehnt, welches den Kernraum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung durchsetzt, jedoch bereits

auf diesem Stadium da, wo es die Kernmembran berührt, eine gewisse Verdichtung aufweist. Das hierin sich äußernde, bereits bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern konstatierte Bestreben der chromatischen Substanz, sich gegen die Membran hin zurückzuziehen, hat seinen Höhepunkt erreicht in Fig. 74, welche die beiden primären Furchungskerne nach Erreichung ihren definitiven Größe und Form darstellt. Immerhin wird auch in dieser Figur der Binnenraum des Bläschens noch von vielen Gerüstfäden durchzogen.

Sobald der Kern infolge der Auflockerung des Chromatingerüsts etwas durchsichtiger geworden ist, machen sich in wechselnder Zahl achromatische Nukleolen bemerkbar, deren Herkunft ich nicht ermitteln konnte.

In Bezug auf die Formveränderungen, welche der Kern bei seinem Wachstum erleidet, ist in erster Linie hervorzuheben, daß die fingerförmigen Fortsätze der Vakuole, welche die gerüstförmig umgewandelten Schleifenenden umschließen, sich erhalten. Das zentrale Kernbläschen, welches bei seiner Entstehung genau die Form der Chromatinplatte nachahmte, giebt bei seinem Wachstum die hierdurch bedingte bedeutende Differenz zwischen seinem Breiten- und Dickendurchmesser allmählich auf und geht in eine Form über, die sich annähernd als die eines abgeplatteten Rotationsellipsoids bezeichnen läßt, dessen Achse der Spindelachse entspricht. Nicht selten besitzt das Bläschen die Gestalt einer bikonvexen Linse, deren äußere, dem Centrosoma zugekehrte Fläche dann in der Regel viel stärker gekrümmt ist als die entgegengesetzte. Wo die beiden Flächen ineinander übergehen, da entspringen die Ausstülpungen der Vakuole, welche jetzt weit schärfer als früher von dem zentralen Raum abgesetzt sind und sich meist leicht gebogen gegen die andere Zelle hin krümmen.

Nachdem wir hiermit die Schicksale der vier Tochterelemente bis zu dem Zustand des sog. ruhenden Kerns verfolgt haben, erübrigt noch: 1. gewisser Variationen dieses Entwickelungsprozesses und ihrer Ursachen zu gedenken, und 2. die zeitlichen Beziehungen der Kernrekonstruktion zu anderen Vorgängen im Zellkörper ins Auge zu fassen.

In ersterer Hinsicht mag zunächst darauf hingewiesen werden, wie sich durch alle Stadien der Kernausbildung hindurch bis zum fertigen ruhenden Kern die im vorigen Abschnitt eingehend besprochene, durch den Teilungsprozeß geschaffene Gestaltung der einer jeden Tochterzelle zugeteilten Chromatingruppe geltend macht,

in der Weise, daß das zentrale Kernbläschen den mittleren Abschnitten der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst verlaufen, entspricht, während die von der Peripherie des Bläschens ausgehenden fingerförmigen Fortsätze den gegen den Äquator abschwenkenden sekundären Schleifenenden ihre Entstehung verdanken. Wie wir nun in dem Verhalten dieser Enden bei der Teilung eine gewisse Mannigfaltigkeit erkennen konnten, so macht sich — und zwar in direkter Abhängigkeit hiervon — eine solche Variabilität auch in der Gestaltung der beiden Tochterkerne bemerklich. Je länger zwei Schleifenenden miteinander in Verbindung bleiben, je länger dieselben also infolgedessen ausgezogen werden, um so länger wird auch der Kernfortsatz; trennen sich dagegen die Enden zweier Schwesterschleifen schon frühzeitig, so daß sie entweder vollständig in die Platte aufgenommen werden oder nur als kurze Zapfen aus derselben hervorragen, so fehlt auch die Ausbuchtung des Kerns vollständig oder sie ist nur in Gestalt eines kleinen Höckers angedeutet. Da nun in den meisten Teilungsfiguren sich wenigstens einige Schleifenenden schon sehr frühzeitig voneinander lösen, so finden sich dementsprechend auch nur selten Tochterkerne mit acht wohl ausgebildeten Fortsätzen, sondern in den meisten Fällen zeigen sich deren nur fünf oder sechs scharf hervortretend, während die übrigen Schleifenenden sich durch ganz kleine Ausbuchtungen oder gar nicht bemerkbar machen. In ganz wenigen Fällen beobachtete ich sogar vollkommen abgerundete ruhende Kerne ohne alle Aussackungen der Membran, und diese müssen wohl aus Teilungsfiguren abgeleitet werden, in denen sich die Enden der vier Schleifen gleich anfangs sämtlich von denen der Schwesterelemente getrennt haben, wie ein solcher Fall in Fig. 79 dargestellt ist. Aus der völlig symmetrischen Anordnung der beiden Tochtergruppen in der Teilungsfigur erklärt es sich, daß auch die beiden ausgebildeten Tochterkerne stets im wesentlichen symmetrisch gestaltet sind.

Die Verschiedenheit, die wir in der Zahl und Ausbildung der Kernfortsätze kennen gelernt haben, stellt es außer Zweifel, daß die durch dieselben bedingte eigentümliche Form, die wir an den meisten Kernen der beiden primären Furchungskugeln wahrnehmen, für den Kern selbst gänzlich bedeutungslos ist, und diese Erkenntnis führt uns zu dem nicht unwichtigen allgemeinen Satz: Es können sich am Kern Gestaltungsverhältnisse zeigen und durch die ganze Dauer seines Bestehens sich erhalten, die mit seiner Funktion gar nichts zu thun haben, sondern lediglich Folge sind

einer durch den Teilungsprozeß geschaffenen Gruppierung der den Kern erzeugenden Elemente — einer Gruppierung, die bestehen bleibt, weil die Ausbildung und Funktion des Kerns ihre Beseitigung nicht erheischt.

Der zweite oben namhaft gemachte Punkt, welcher hier noch einer Besprechung bedarf, betrifft die Frage, in welchem zeitlichen Verhältnis die einzelnen Phasen der Kernrekonstruktion zu der Trennung und Entfernung der beiden Chromatingruppen stehen.

Fig. 67, in welcher die vier Tochterelemente jeder Seite bereits stark gekrümmt und durch die ersten Ausläufer miteinander in Verbindung getreten sind, zeigt den Teilungsprozeß noch auf einem relativ frühen Stadium; die beiden Tochterplatten müssen noch einen weiten Weg zurücklegen, bis sie ihre definitive Entfernung voneinander, die etwa aus Fig. 79 und 80 b zu ersehen ist, erreicht haben. Auch in Fig. 69 sind die beiden Chromatingruppen, welche hier in ihrem zentralen Bereich schon zu einem Netzwerk umgewandelt sind, offenbar noch in passiver Bewegung begriffen. Die Kernrekonstruktion beginnt also nach diesen beiden Figuren, die sich gut aneinander anschließen, schon während des Teilungsvorganges und schreitet, noch ehe dieser Prozeß beendet ist, ziemlich weit vor.

Allein dem in den beiden genannten Figuren konstatierten Verhalten kommt eine allgemeine Gültigkeit nicht zu. Zwischen der Entwickelungsstufe, auf der die chromatischen Elemente in ihrer Umbildung zum Kerngerüst zu einer bestimmten Zeit angelangt sind, und dem Punkt, den dieselben zur gleichen Zeit in ihrer Entfernung von den Schwesterhälften erreicht haben, besteht durchaus keine bestimmte Korrelation. Ich habe Tochterplatten von der Ausbildung der in Fig. 67 b dargestellten beobachtet, die kaum weiter voneinander entfernt waren als die der Fig. 65 a. Umgekehrt kamen mir, wenn auch selten, Fälle vor (Fig. 80), in denen auf einem späteren Teilungsstadium, als Fig. 69 a es zeigt, die einzelnen Schleifen kaum irgend welche Anzeichen einer Umbildung im Sinne der Kernrekonstruktion erkennen ließen. Erinnern wir uns hier, daß auch die Teilung der vier Mutterelemente in manchen Fällen schon während der Spindelentstehung hervortritt (Fig. 57), während sie in der Regel erst an den bereits zur Äquatorialplatte angeordneten Schleifen sich zeigt, so ergiebt sich ganz allgemein, daß einem bestimmten Formzustand, den die chromatischen Elemente während der Karyokinese durchlaufen, nicht ein bestimmter Moment in den Ortsveränderungen derselben ent-

spricht, sondern daß diese beiden Vorgänge innerhalb gewisser Grenzen gegeneinander verschoben sein können. Darin liegt ein neues schlagendes Argument für den schon aus der Betrachtung der Teilungsmechanik gezogenen Schluß, daß an dem karyokinetischen Prozeß zwei Vorgänge von ganz verschiedener Natur scharf unterschieden werden müssen. Der eine besteht in einer aktiven Thätigkeit der Kernteile: in der Kontraktion des Kerngerüsts in solide Körper, in der Teilung dieser Körper und in der Umbildung ihrer Hälften in ein neues Gerüst. Der andere beruht auf der Thätigkeit der beiden Archoplasmakugeln, welche die Kernelemente in bestimmter Weise bewegen und gruppieren. Beide Prozesse greifen in der Weise ineinander, daß die Tochterelemente zur Zeit, wo sie in den Zustand des ruhenden Kerns übergehen, so in zwei Gruppen gesondert sind, daß sie nun zur Bildung zweier vollkommen voneinander getrennter Kerne Veranlassung geben, wobei von den beiden Hälften eines Mutterelements jedes einem anderen der beiden Kerne zu teil wird.

Soll dieses Resultat mit Sicherheit erreicht werden, so muß 1. jedes Mutterelement mit beiden Polen verbunden sein, ehe seine beiden Hälften sich vollkommen voneinander gelöst haben und ehe die beiden Archoplasmasysteme auseinanderweichen; 2. die Thätigkeit der achromatischen Figur muß zu einer Sonderung der Elemente in zwei Gruppen geführt haben, bevor die Kernrekonstruktion eingetreten ist.

Die oben betrachteten Variationen lehren, daß diese Bedingungen erfüllt werden können, ohne daß der in einem bestimmten Moment aktiv erreichte Zustand der Kernelemente genau mit einem bestimmten Punkt in der passiven Bewegung derselben zusammenfällt. Geht jedoch diese Verschiebung über gewisse Grenzen hinaus, so muß sie zu pathologischen Erscheinungen führen, und in der That scheint es mir, daß eine große Zahl der bekannten pathologischen Teilungsfiguren in dieser Weise erklärt werden muß.

Ohne an dieser Stelle näher auf diese interessante Frage eingehen zu wollen, möchte ich nur auf zwei Fälle kurz hinweisen, welche als Übergangsformen vom normalen zu einem pathologischen Verlauf sehr demonstrativ sind. Der eine, welcher in Fig. 84a dargestellt ist, hat schon im vorigen Abschnitt eine ausführliche Besprechung gefunden. Wie schon dort erwähnt, ist diese abnorme Teilungsfigur wohl ohne Zweifel so zu erklären, daß infolge einer sehr frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente das Aus-

einanderweichen der beiden Archoplasmasysteme schon begonnen hat, bevor alle Schleifen beiderseits in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt waren. Ist für diese Figur wenigstens noch die Möglichkeit zuzugeben, daß sie zur Bildung zweier normaler Tochterkerne geführt hätte, so wäre ein pathologischer Verlauf dann unzweifelhaft, wenn z. B. die spärliche, nur durch drei Fibrillen vermittelte Verbindung zwischen der Schleife II a und dem oberen Pol vollständig fehlte. Denn dann würde diese Schleife mit ihrem Schwesterelement gegen den unteren Pol geführt und dem hier entstehenden Kern zu teil werden, der demnach aus fünf Elementen sich aufbauen würde, während der andere bloß drei enthielte.

Das zweite, an der Grenze des Pathologischen stehende Ei ist in Fig. 73 gezeichnet. Die beiden primären Furchungskugeln sind in typischer Weise gebildet, jede mit einem bereits ziemlich großen ruhenden Kern ausgestattet. Abnorm ist an dieser Figur nur das Eine, daß die beiden Kerne durch zum Teil sehr feine, zum Teil stärkere Brücken miteinander in Verbindung stehen, von denen in der Figur nur zwei im optischen Schnitt gezeichnet sind, deren aber im ganzen sechs vorhanden sind. Diese Brücken sind Röhren, deren Wandung kontinuierlich in die Membran der beiden Kerne übergeht, und deren Hohlraum von einem sehr zarten chromatischen Retikulum erfüllt ist. Sie durchbohren die trennende Scheidewand zwischen den beiden Zellen und lassen an dieser Stelle nicht die geringste Unterbrechung, sei es des Hohlraums, sei es des Chromatingerüsts, wahrnehmen, vermitteln also, wie es scheint, eine vollkommen offene Kommunikation zwischen den beiden Kernräumen und setzen das Gerüst des einen Kerns mit dem des anderen in kontinuierliche Verbindung.

Eine Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens ist nach dem, was oben über die Kernrekonstruktion gesagt worden ist, kaum nötig. Die Verbindungsbrücken sind eben nichts anderes als die aus den Schleifenenden hervorgegangenen Kernfortsätze, von denen jeder an seinem Ende mit dem entsprechenden Fortsatz des anderen Kerns vereinigt ist. Diese abnorme Verbindung ist aber dadurch entstanden, daß die Kernrekonstruktion begonnen und zur Bildung einer Kernmembran geführt hat, ehe alle Schleifenenden gelöst waren, mit anderen Worten dadurch, daß die bewegende Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme gegenüber der aktiven Thätigkeit der Kernelemente im Rückstand war.

Auch für diese Figur ist anzunehmen, daß die beschriebene Abnormität im weiteren Verlauf korrigiert wird; denn wenn bei

der Vorbereitung zur nächsten Teilung die Kerne sich auflösen und das Gerüst eines jeden sich wieder zu vier isolierten Schleifen (siehe unten) kontrahiert, dann werden auch die Verbindungen zwischen den beiden Kernen sich lösen, und nun kann es nicht zweifelhaft sein, daß jedes Element in die Teilungsfigur derjenigen Zelle aufgenommen wird, zu der dasselbe gehört.

Immerhin aber veranschaulicht dieser Fall aufs klarste, daß nicht etwa im Kern selbst eine Tendenz liegt, sich in zwei Kerne zu teilen, daß nicht zwischen den beiden aus einer Schleife entstandenen Tochterelementen ein Bestreben, sich voneinander zu entfernen und gegeneinander abzuschließen, besteht, sondern daß einzig und allein die passiv erreichte Lage der chromatischen Elemente entscheidet, wie viele Kerne sich bilden — so viele nämlich, als Gruppen von Kernelementen geschaffen sind, deren Wirkungssphäre bei der Erzeugung der Vakuole mit der der anderen Gruppen nicht zusammentrifft. Es kann, nach dem beschriebenen Fall zu urteilen, meines Erachtens nicht zweifelhaft sein, daß, wenn die beiden Archoplasmasysteme schon auf einem Stadium, wie Fig. 67 es zeigt, ihre Thätigkeit einstellen würden, daß dann alle acht Tochterelemente sich zu einem einzigen ruhenden Kern vereinigen müßten.

Von weiterem, mehr praktischem Interesse ist die Fig. 73 für die Frage der sog. direkten Kernteilung, indem sie zeigt, daß zwei Kerne, die durch indirekte Teilung aus einem Mutterkern entstanden sind, noch im Ruhezustand miteinander in kontinuierlicher Verbindung stehen können, wodurch unter Umständen der Anschein erweckt werden könnte, als seien die beiden Kerne durch direkte Teilung gebildet worden. Es folgt daraus, daß Präparate von eingeschnürten Kernen nicht ohne weiteres im Sinne einer amitotischen Teilung gedeutet werden dürfen, auch dann nicht, wenn durch eine der Kerneinschnürung entsprechende Teilung des Zellkörpers nachgewiesen werden kann, daß es sich wirklich um eine Teilung des Kernes handelt.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Schicksalen des Kernes zurück, die derselbe nach Erreichung seiner vollen Größe erleidet und die die Vorbereitung zur nächsten Teilung bilden, so lassen sich die wesentlichen Punkte dieser Umwandlungen in folgende drei Sätze zusammenfassen:

1. Das Kerngerüst kontrahiert sich zu vier Schleifen, welche ungefähr die Form und nahezu die Größe der vier Schleifen der ersten Furchungsspindel besitzen;

2. diese Umformung führt direkt zur Bildung der vier selbständigen Schleifen; es entsteht nicht etwa zuerst ein kontinuierlicher Knäuel, aus dem dieselben erst nachträglich durch Segmentierung hervorgingen;

3. die vier Schleifen kommen annähernd in der gleichen gegenseitigen Lage zum Vorschein, welche die vier Elemente, aus denen der Kern sich aufbaute, zu einander eingenommen haben.

Die ersten Veränderungen, welche anzeigen, daß der Kern seine Ruheperiode aufgibt, bestehen darin, daß in dem chromatischen Maschenwerk, das vorher aus ziemlich gleich dicken Bälkchen gebildet war, sich gröbere Züge in vielfachen Windungen und Knickungen auf kürzere oder längere Strecke verfolgen lassen (Fig. 75). Wie vorher das Gerüst, so ziehen auch diese verdickten Stränge zum größten Teil an der Kernmembran hin. Je deutlicher dieselben hervortreten, um so spärlicher wird das zwischen ihnen noch ausgespannte Retikulum, woraus sich ergibt, daß sie auf Kosten des Gerüstes entstehen und wachsen. Wir haben es hier genau mit den gleichen Umbildungen zu thun, die vom Ei- und Spermakern ausführlich beschrieben und in Fig. 18—20 (Taf. XIX) abgebildet worden sind. In der Regel zeigt sich das Bestreben des Chromatingerüstes, sich zu einzelnen Strängen zusammenzuziehen, zuerst in den Kernfortsätzen, indem in jeder dieser Ausbuchtungen ein axialer Chromatinfaden auftritt, von welchem kurze Seitenästchen gegen die Membran hin ausstrahlen (Fig. 75).

Eine eingehendere Betrachtung verlangt der hiermit eingeleitete Entwickelungsgang — nach dem, was von dem entsprechenden Stadium der beiden Vorkerne mitgeteilt worden ist — erst von jenem Punkt an, wo sich die chromatische Substanz in Gestalt von vier vollkommen voneinander getrennten Zügen nachweisen läßt. Das früheste Stadium, auf welchem mir diese Analyse mit Sicherheit gelang, ist in Fig. 82 dargestellt. Die Kernvakuole zeigt sieben sehr deutlich ausgeprägte Fortsätze. Von diesen enthalten sechs je ein angeschwollenes Strangende, während der siebente, entsprechend breiter, deren zwei umschließt. Es sind also im ganzen acht Enden vorhanden, die sämtlich, genau wie die Schleifenenden bei der Rekonstruktion, in den Aussackungen der Vakuole ihre Lage haben. Von jedem dieser Enden läßt sich ein kontinuierlicher Strang zu einem der anderen Enden verfolgen;

es bestehen also vier scharf voneinander gesonderte Stränge. Daß diese nicht durch Segmentierung eines vorher einheitlichen Fadens entstanden sein können, mit anderen Worten, daß nicht die jetzigen Enden auf einem vorhergehenden Stadium paarweise miteinander verbunden waren, darüber lassen meine Präparate keinen Zweifel. Denn, wie schon oben erwähnt, sind diese freien in den Ausstülpungen der Membran gelegenen Enden schon mit voller Sicherheit zu einer Zeit erkennbar, wo in dem zentralen Bläschen noch das Gerüst besteht.

Die vier Stränge besitzen, soweit sich dies beurteilen läßt, annähernd gleiche Länge; dagegen ist ihr Verlauf ein verschiedener. Drei derselben, die mit I, II und IV bezeichneten, erstrecken sich in ziemlich starker Krümmung von einem Kernfortsatz zu einem nächst benachbarten, während der vierte (III) (auf dem kürzeren Wege gerechnet) zwei Fortsätze überspringt und demgemäß relativ gestreckt das Kernbläschen durchzieht. Im übrigen halten sich die vier Stränge in der Nähe der Kernmembran, wie aus einer Vergleichung der beiden Ansichten des Kernes hervorgeht, von denen die eine (a) denselben in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Teilungsfigur, die andere (b) bei seitlicher Betrachtung zeigt. Der Strang III verläuft hauptsächlich an der dem Spindelpol zugekehrten Oberfläche des Bläschens, der mit IV bezeichnete an der entgegengesetzten Wandung, während die Stränge I und II an der Übergangsstelle dieser beiden Flächen hinziehen. Bemerkenswert ist endlich noch die Struktur der vier Fäden, welche in den einzelnen Abschnitten nicht unerheblich wechselt. Die Enden sind stets angeschwollen, kompakt und ziemlich glatt konturiert, in ringsum gleichem Abstand von der Membran ihres Fortsatzes umschlossen. Eine Ausnahme macht nur das eine Ende des Stranges III, das sich noch im Zustande eines groben Gerüstes befindet. Die mittleren Abschnitte sind viel dünner und vielfach in scharfen Winkeln geknickt. An den Schleifen I und II tritt diese letztere Eigentümlichkeit besonders deutlich hervor und hier stehen diese Knickungsstellen zum Teil noch durch feine Chromatinbrücken miteinander in Verbindung: die letzten spärlichen Reste des Kerngerüstes, die auch alsbald in den einfachen Hauptstrang aufgesogen sein werden.

Ein etwas weiter entwickelter Kern ist in Fig. 81 gezeichnet. Hier sind auch die letzten Spuren des gerüstförmigen Zustandes verschwunden: jeder der vier Stränge stellt sich in ganzer Ausdehnung als einfacher Faden dar. Die Kernvakuole zeigt fünf deutlich vorspringende Aussackungen, von denen jede ein Schleifen-

ende enthält. Die drei übrigen Enden wölben die Membran kaum hervor, stimmen aber darin mit den erstgenannten überein, daß sie nicht nur an der Kernmembran liegen, sondern überdies gerade in der Ebene, in welcher die Ausstülpungen entspringen. Die vier Schleifen sind noch in sehr unregelmäßiger Weise gewunden und geknickt, auch sind dieselben bedeutend länger und dünner als später in der Spindel. Im allgemeinen folgen sie in ihrem Verlauf der Kernmembran; die Schleife I ist der dem Centrosoma zugekehrten Seite der Wandung angelagert, die Schleife II berührt die entgegengesetzte Seite der Membran. Von den Schleifen III und IV verläuft der eine Schenkel an dieser, der andere an jener Fläche. Einen Unterschied von der vorher besprochenen Figur zeigt die in Rede stehende — abgesehen von der fortgeschrittenen Ausbildung der Kernfäden — darin, daß die vier Schleifen zu einer sehr regelmäßigen Sternform, etwa der Äquatorialplatte der Fig. 44 b entsprechend, angeordnet sind. Diese regelmäßige gegenseitige Lagerung ist nicht etwa als eine Weiterbildung gegenüber dem unregelmäßigen Verhalten der Fig. 82 anzusehen, vielmehr finden sich beiderlei Anordnungen und neben ihnen noch andere in allen Stadien, von dem Moment an, wo die vier Schleifen isoliert verfolgt werden können, bis zur Auflösung der Kernmembran, woraus sich ergibt, daß es sich in diesem Punkt um ganz bedeutungslose Variationen handelt, gerade wie bei den oben beschriebenen Lagerungsverschiedenheiten der vier Schleifen in der ersten Furchungsspindel.

Ein Kern, ziemlich vom gleichen Entwicklungsstadium, wie der zuletzt besprochene, ist in Fig. 76 oben bei nahezu seitlicher Ansicht gezeichnet. Er lehrt, eine wie äußerst regelmäßige Anordnung — in allerdings sehr seltenen Fällen — die Kernelemente aufweisen können: alle vier Schleifen besitzen in ihrer Mitte eine ziemlich gleich starke winkelige Hauptbiegung, und diese vier Schleifenwinkel liegen sämtlich an der dem Pol der vorhergegangenen Teilungsfigur zugekehrten Seite der Kernmembran, wo sie demnach ein — an den uns beschäftigenden Kernen nur als Ausnahme zu konstatierendes — Rabl'sches „Polfeld" formieren. Von dieser Stelle ziehen die Schleifenschenkel, der Kernmembran folgend, im großen ganzen radienartig zu den zugehörigen Aussackungen der Kernmembran. Wie gesagt, gehört eine derartige regelmäßige Lagerung zu den größten Seltenheiten; eine Pol- und Gegenpolseite des Kerns als Folge einer bestimmten Lagerung der Schleifenwinkel und Schleifenenden, wie wir dieselbe in der zu-

letzt betrachteten Figur verwirklicht finden, lassen sich im allgemeinen nicht unterscheiden, nur insofern stimmen die meisten Figuren miteinander überein, als die Schleifenwinkel, bez. die mittelsten Abschnitte der vier Elemente sich fast stets dicht um die Achse der vorhergegangenen Teilungsfigur gruppieren, während die Enden von dieser Achse den größten Abstand innehalten.

Betrachtet man ein Bild, wie z. B. das in Fig. 81 wiedergegebene, so drängt sich, infolge der Übereinstimmung der hier wahrnehmbaren Schleifengruppierung mit jener, die in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel (Fig. 44 b) und in gleicher Weise in den folgenden Teilungsfiguren (Fig. 78) sich zu erkennen gibt, unwillkürlich die Meinung auf, daß in der vor der völligen Auflösung des Kerns erreichten Stellung der Kernelemente bereits im wesentlichen die Anordnung gegeben sei, in welcher die Elemente in der Äquatorialplatte der nächsten Spindel gruppiert sein werden; und daraus würde sich die Folgerung ergeben, daß die vier Kernelemente aus eigner Kraft, ohne die Wirkung der noch gar nicht in Aktion getretenen Archoplasmakugeln, sich zur Äquatorialplatte zusammenordnen.

Allein diese Annahme trifft nicht zu. Die Schleifengruppierung vor Auflösung des Kernbläschens und jene in der Äquatorialplatte der folgenden Teilungsfigur sind trotz ihrer Ähnlichkeit vollkommen unabhängig voneinander; die letztere geht nicht aus der ersteren hervor, sondern sie entsteht als etwas Neues, nachdem jene vorher vollständig verschwunden ist.

Es hängt dies zusammen mit der Art und Weise, in welcher die Auflösung des Kernbläschens sich vollzieht. Dieselbe geschieht nicht etwa so, daß einfach die Begrenzung der Vakuole, die Kernmembran, allmählich undeutlicher wird und schließlich durch ihr Verschwinden die Grenze von Kern und Zellsubstanz sich verwischt, sondern es geht der Auflösung der Vakuole eine sehr beträchtliche Schrumpfung derselben voraus, wie dies auch für den Ei- und Spermakern (Fig. 25, Taf. XIX), wenigstens in manchen Fällen, nachgewiesen werden konnte. Wie die aus der Teilung hervorgegangenen Kernelemente bei ihrer Umbildung in den gerüstförmigen Zustand die Kraft erlangen, die Zellsubstanz in einem gewissen Umkreis von sich zurückzudrängen, so scheinen sie, wenn sie in die Strangform zurückkehren, diesen Einfluß wieder zu verlieren, so daß nun die Zellsubstanz gegen den Raum, aus dem sie vorher verdrängt worden war, von neuem vordringt und von demselben Besitz ergreift. Oder auch so ließe sich sagen, daß die

Kernelemente, wenn sie sich in das Gerüst umzuwandeln beginnen, der Zellsubstanz Flüssigkeit entziehen und um sich ansammeln, und daß diese so zum Kernsaft gewordene Zellflüssigkeit nun wieder vom Cytoplasma aufgesogen wird. Geht diese Aufsaugung vor sich, noch ehe die Kernmembran gelöst ist, so muß sie zu einer Schrumpfung des noch intakten Bläschens führen, und so scheint es sich bei den uns vorliegenden Kernen zu verhalten. Der Kernraum wird (Fig. 77) fast bis auf das Volumen, welches die chromatischen Elemente beanspruchen, verkleinert, die Elemente selbst bei diesem Vorgang mehr und mehr zusammengedrängt und schließlich häufig zu einem ganz dichten Klumpen zusammengeknäuelt, aus dem nur hier und da ein freies Ende hervorragt, der aber im übrigen den Verlauf der einzelnen Schleifen zu verfolgen nicht mehr gestattet.

Erst aus dieser ganz unregelmäßigen Anordnung geht allmählich unter dem Einfluß der mittlerweile in Thätigkeit getretenen Archoplasmakugeln die regelmäßige Gruppierung der Äquatorialplatte hervor, ein Prozeß, dessen Betrachtung in den nächsten Abschnitt gehört. Daß diese neue Gruppierung der vier Schleifen aber mit jener vor der Kernauflösung nichts zu thun hat, das erhellt nun auch daraus, daß sich dieselbe in der Regel in einer zu der früheren senkrechten Richtung ausbildet, indem die Teilungsachsen der beiden primären Furchungskugeln zwar durchaus nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle auf der des Eies senkrecht stehen.

Damit erhebt sich nun aber die Frage, welche Bedeutung denn jener so häufig zu beobachtenden regelmäßigen Gruppierung der Schleifen vor der Kernauflösung zukommt. Hat dieselbe — wie aus den vorhergegangenen Betrachtungen sich ergibt — keinen Zweck, so kann sie, meines Erachtens, nur als Nachwirkung einer früher bestandenen Anordnung, d. h. so erklärt werden, daß in ihr die Anordnung der den Kern erzeugenden Tochterelemente, die im ruhenden Kern vollkommen verschwunden war, wieder zum Vorschein kommt. Mit anderen Worten: die Übereinstimmung in der Gruppierung der Schleifen, die das Kerngerüst bilden, und jener, die aus demselben wieder hervorgehen, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß jedes der vier neu auftretenden Elemente mit einem bestimmten in der vorausgegangenen Tochterplatte morphologisch identisch ist.

Diese Hypothese von der Individualität der Kernelemente, die

zuerst durch die Untersuchungen von Rabl[1]) begründet, von mir (10) präzise formuliert und durch neue Thatsachen gestützt worden ist, soll an dieser Stelle nicht erschöpfend behandelt werden. Ich gedenke alle Momente, welche für die Entscheidung dieser Frage in Betracht zu ziehen sind, an einem anderen Orte zusammenzufügen. Dagegen scheint es mir notwendig, wenigstens kurz auf die Hypothese hinzuweisen, weil gewisse Besonderheiten der Kerne, die hier noch zur Sprache kommen sollen, nur im Lichte der oben ausgesprochenen Anschauung Sinn und Bedeutung erlangen.

Zunächst ist zu betonen, daß die Geschichte des Kerns, wie wir sie in diesem Abschnitte kennen gelernt haben, mit der Annahme, daß die Schleifen im ruhenden Kern als selbständige Gebilde fortbestehen, durchaus verträglich ist. Solange wir die einzelnen Elemente bei der Kernrekonstruktion haben verfolgen können, haben wir gesehen, daß dieselben zwar vielfach kleinere Abweichungen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf erleiden, daß aber im großen und ganzen ihre Gruppierung vollkommen erhalten bleibt. Auch bei der Umformung der Schleifen in das Gerüst ließ sich, wenigstens in den Anfangsstadien, feststellen, daß die einzelnen Abschnitte einer jeden sich nicht regellos durch den ganzen Kernraum verteilen, sondern nur in einem gewissen Umkreis um den ursprünglichen Verlauf hinaus sich ausbreiten und daß sie untereinander in kontinuierlicher Verbindung bleiben. Für die Schleifenenden konnte dies, dank ihrer spezifischen Lage, während der ganzen Dauer des gerüstförmigen Zustandes mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wenn nun bei der Retraktion des Gerüstes sofort und nicht etwa erst infolge einer nachträglichen Umlagerung eine Gruppierung der Schleifen zum Vorschein kommt, die mit der charakteristischen Lagerung der den Kern bildenden Elemente die größte Ähnlichkeit zeigt, so ist die Vermutung gerechtfertigt, daß die Verbindungen, welche die einzelnen Schleifen zu einem einheitlichen gerüstförmigen Körper vereinigten, nur scheinbare waren, daß es sich hierbei lediglich um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, die, wie sie entstand, sich auch wieder löst, und daß nun alle Bälkchen des Retikulums, die aus einem Element gebildet worden sind, wieder in einen einzigen ähnlich gestalteten Körper zusammenfließen.

---

1) C. Rabl, Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch, Band X, 1885.

Jedenfalls ist diese Annahme weitaus die einfachste. Sie erklärt die Übereinstimmung in der Zahl und Gruppierung der Schleifen in der ungezwungensten Weise, während jede andere Annahme komplizierte Einrichtungen erforderlich machte, über die wir uns kaum eine Vorstellung bilden könnten.

Allein die Einfachheit der Erklärung ist es nicht allein, welche der Individualität der Kernelemente das Wort redet. Es lassen sich vielmehr an den Figuren ganz bestimmte Merkmale erkennen, welche an der Richtigkeit der aufgestellten Hypothese fast keinen Zweifel mehr lassen.

Rufen wir uns die Stellung ins Gedächtnis zurück, welche die vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel zu einander einnehmen, so ist dieselbe vor allem insofern eine ganz bestimmte, als in der fertigen Platte nie zwei Schleifen einander kreuzen, sondern stets alle vier Elemente, mögen sie im übrigen verlaufen, wie sie wollen, nebeneinander in die Äquatorialebene eingeordnet sind. An der einzigen Ausnahme von dieser Regel, die ich unter vielen Hunderten von Eiern beobachten konnte (Fig. 61), suchte ich oben zu zeigen, daß eine solche Kreuzung zu einer regulären Teilung nicht führen kann.

Da die beiden Tochterplatten zufolge ihrer Bildungsweise in ihrer Schleifengruppierung den genauen Abklatsch der Äquatorialplatte darstellen, ist natürlich auch bei ihnen eine Kreuzung zweier Elemente nicht möglich; auffallend aber ist es, daß dieselbe auch zwischen den aus dem Kerngerüst wieder auftretenden Schleifen, wenigstens nach meinen Erfahrungen, niemals vorkommt.

Man muß hier allerdings unterscheiden zwischen verschiedenen Arten von Kreuzung: ob zwei Schleifen nur einen oder zwei Kreuzungspunkte haben. Der letztere Fall kommt sehr häufig zur Beobachtung, z. B. in Fig. 82 u. 83, der erstere, wie gesagt, nie. Und dieses Verhalten gewinnt unter dem Gesichtspunkte des individuellen Fortbestehens der chromatischen Elemente im ruhenden Kern sehr große Bedeutung.

Bei der Kernrekonstruktion läßt sich, wie wir oben gesehen haben, feststellen, daß die acht Schleifenenden isoliert und in ihrer Lage, wie sie in der Tochterplatte zu einander gestellt waren, persistieren, und die Erscheinungen beim Wiederauftreten der vier Elemente lassen keinen Zweifel, daß jedes neu erscheinende Schleifenende mit einem Ende einer in die Bildung des Kerngerüsts eingegangenen Schleife identisch ist. Für die Entscheidung unserer Frage, ob die ganzen Elemente die gleichen sind, handelt

es sich demnach wesentlich darum: Werden bei der Auflösung des Kerns die gleichen Enden wieder miteinander verbunden, die vorher als Enden eines und desselben Elements bestanden haben, oder herrscht in dieser Hinsicht völlige Willkür, sind es ganz beliebige Enden, die nun in einer Schleife zusammenkommen, oder endlich ist es vielleicht gar ein Gesetz, daß ein Umtausch eintritt, daß jedes Ende nun mit einem aus einer anderen Schleife stammenden sich vereinigt?

Diese Frage läßt sich auf Grund des auseinandergesetzten Stellungsverhältnisses mit großer Wahrscheinlichkeit im erstgenannten Sinne beantworten. Nehmen wir an, daß die neu auftretenden Schleifen die gleichen sind, wie die vor der Rekonstruktion vorhandenen, so ist eine einfache Kreuzung derselben nicht möglich. Denn die Schleifenenden sind ja in ihren Fortsätzen gleichsam fixiert, die mittleren Abschnitte können sich zwar gegen ihre ursprüngliche Stellung verschieben, allein diese Verschiebung kann nur zu einer zweimaligen Kreuzung zweier Schleifen — wie in Fig. 82 — führen, nie zu einer einfachen, für welche eine Ortsveränderung wenigstens eines Schleifenendes unerläßlich wäre. Da ich nun, wie oben erwähnt, in allen von mir untersuchten Fällen an den aus dem ruhenden Kern hervorgegangenen Elementen niemals eine einfache Kreuzung gefunden habe, die Schleifen vielmehr stets so angeordnet waren, daß man sie, unter Belassung der Enden an ihren Plätzen, in eine Stellung bringen könnte, wie sie in der vorausgegangenen Teilungsfigur möglich ist (vergl. Figur 82, 83 und die in c gegebenen Schemata), so ist damit ein Beweis für die Annahme der Schleifenindividualität geliefert. Ein Umtausch der Enden wäre zwar möglich ohne Kreuzung, allein es wäre doch wunderbar, wenn eine solche, obgleich die Hälfte der Wahrscheinlichkeit für ihr Eintreten spräche, niemals sollte zustandekommen.

Noch beweiskräftiger ist ein zweites Verhalten. Wie im vorigen Abschnitt mitgeteilt worden ist, herrscht hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel — abgesehen davon, daß die mittleren Abschnitte im allgemeinen dem Zentrum, die Enden der Peripherie zugekehrt sind — eine gewisse Mannigfaltigkeit. Neben regelmäßigen Sternformen, bei denen jedes Element in winkeliger Biegung einen Quadranten der kreisförmigen Platte bildet, kommen auch ziemlich unregelmäßige Bilder vor, wie ein solches in meiner Fig. 60 (Taf. XXI), andere bei van Beneden (Fig. 20 und 21,

Taf. $\mathrm{XIX}^{\mathrm{bis}}$) gezeichnet sind. Die Gruppierung der Äquatorialplatte geht nun, wie aus dem Teilungsmodus sich ergibt, unverändert auf die beiden Tochterplatten über, die also hinsichtlich der gegenseitigen Anordnung ihrer Elemente vollkommen miteinander übereinstimmen. Bleiben nun, unserer Hypothese gemäß, die vier Schleifen einer jeden Tochterplatte in dem Gerüst des ruhenden Kerns selbständig, so müssen, da ja die Fixierung der Schleifenenden in den Kernfortsätzen eine Umlagerung nicht gestattet, auch die aus dem Gerüst wieder hervorgehenden Stränge in beiden Kernen die gleiche Gruppierung aufweisen. Und umgekehrt: läßt sich hier wirklich eine solche Übereinstimmung nachweisen, so ist damit eine neue, sehr kräftige Stütze für unsere Annahme gewonnen.

Ich habe viel Mühe darauf verwandt, festzustellen, ob eine solche Beziehung zwischen den beiden Schwesterkernen existiert. In der Mehrzahl meiner Präparate ist eine Entscheidung nicht möglich, weil das Entwicklungsstadium der beiden Furchungszellen in der Regel etwas verschieden ist; wenn die eine die vier Schleifen deutlich verfolgen läßt, zeigt die andere gewöhnlich einen noch mehr oder weniger gerüstförmigen oder bereits geschrumpften, in beiden Fällen nicht zu analysierenden Kern. Allein einige Male konnte ich doch den Fadenverlauf in beiden Schwesterkernen feststellen, und da ergab sich nun in der That für beide genau die gleiche Gruppierung.

Ein solcher, besonders schlagender Fall ist in Fig. 83 a und b wiedergegeben; beide Kerne sind in der gleichen Richtung gesehen und so nebeneinander gestellt, wie sich die Schleifen, ihrer Gruppierung nach, entsprechen. In Fig. 83 c ist schematisch eine Schleifenanordnung gezeichnet, wie sie in der Aquatorialplatte der ersten Furchungsspindel vorkommt und auf die sich die Gruppierung der Elemente in den Schwesterkernen a und b ohne Ortsveränderung der Schleifenenden zurückführen läßt. Eine weitere Erläuterung zu dieser Figur ist überflüssig. Auch in den vier anderen Fällen, welche mir eine Analyse der beiden Schwesterkerne gestatteten, bestand zwischen denselben hinsichtlich der Anordnung der chromatischen Elemente die gleiche Übereinstimmung; einer von diesen Fällen ist der in Fig. 76 gezeichnete, wo sich die Anordnung der Schleifen in beiden Kernen auf eine sehr regelmäßig sternförmige Äquatorialplatte zurückführen läßt.

Was nun diese Erscheinung für unsere Betrachtungen besonders wertvoll macht, das ist die vollkommene Sicherheit, mit

der wir behaupten können, daß die in Rede stehende Schleifengruppierung, an sich betrachtet, ohne alle Bedeutung ist. Es kann sich da weder um eine Anordnung handeln, die durch eine im ruhenden Kern für dessen Funktionen notwendige Struktur bedingt ist, noch um eine Vorbereitung zur nächsten Teilung — das stellen die Variationen, die wir von einem Ei zum andern (Fig. 81, 82, 83) wahrnehmen, außer Frage. Wenn also trotzdem, wie ich aus meinen allerdings nicht zahlreichen Beobachtungen schließen zu dürfen glaube, in beiden Furchungszellen stets genau die gleiche gegenseitige Stellung der vier Schleifen auftritt, so kann das nur darin seinen Grund haben, daß die beiden Schwesterzellen diese Anordnung aus einer gemeinsamen Quelle herleiten, d. h. daß sich in beiden, durch alle Phasen der Kernentwicklung hindurch, die von der Äquatorialplatte auf die beiden Tochterplatten vererbte Schleifengruppierung erhalten hat.

Fassen wir die ganze im Vorstehenden gegebene Argumentation noch einmal zusammen, so läßt sich kurz Folgendes sagen: Nachdem die allgemeine Übereinstimmung in der Zahl und Lagerung der chromatischen Elemente vor und nach dem Bestehen des ruhenden Kerns von vornherein die Vermutung nahe legt, daß jedes Element der Tochterplatte mit einem aus dem Kerngerüst wieder hervorgehenden Element identisch ist, läßt sich diese Anschauung noch fester begründen durch den Nachweis, daß 1) jedes neu auftretende Schleifen*ende* mit einem Ende der den Kern bildenden Schleifen identisch ist, und daß 2) je zwei vor der Rekonstruktion in einem Element verbundene Enden auch nach der Retraktion des Gerüsts wieder in einer und derselben Schleife vereinigt sind. Nur darüber geben die Figuren keinen Aufschluß, ob auch das *Mittelstück*, das diese Enden in beiden Zuständen in Verbindung setzt, seiner Substanz nach das gleiche ist. Hier wird wohl die Untersuchung anderer Kerne ergänzend eintreten können.

Ist die aufgestellte Hypothese richtig, so ergibt sich daraus, daß von den vier Schleifen, die wir in der Teilungsfigur einer Furchungszelle beobachten, zwei rein männlich sind oder, besser gesagt, vom Vater stammen, zwei von der Mutter. Die Bedeutung eines solchen Verhaltens für die Vererbungsfrage liegt auf der Hand.

Was die *Litteratur* über die Kerne der beiden primären Furchungskugeln betrifft, so haben wir zunächst die ziemlich spär-

lichen Angaben, die van Beneden in seinem großen Werk gemacht hat, zu betrachten. Auf die Behauptung (pag. 345), daß die Flemming'sche Phase: Knäuelform der Tochterkerne bei Ascaris megalocephala fehle, werde ich unten zu sprechen kommen; es wird sich zeigen, daß hier wesentlich ein Mißverständnis zu Grunde liegt. Die Umwandlung der Tochterelemente in das Gerüst hat van Beneden nicht verfolgt. Er findet nur, daß auf einem gewissen Stadium die Tochterplatten aus Chromatinkugeln bestehen, die, in unregelmäßiger Weise verteilt, durch feine Fädchen miteinander in Verbindung stehen. Offenbar ist damit ein Stadium gemeint, wie es in meinen Fig. 69 (Taf. XXII) dargestellt ist. Außer dieser Chromatinplatte soll nun an dem Aufbau des neuen Kerns noch ein zweiter Bestandteil, ein achromatischer Körper, der sich zwischen die Tochterplatte und die „sphère attractive" einschiebt, beteiligt sein. „C'est le corps achromatique du futur noyau fille, destiné à être envahi progressivement par la chromatine du jeune noyau en voie de formation" (pag. 344). Eine Widerlegung dieser ohne Zweifel irrtümlichen Angabe ist nicht mehr nötig, nachdem van Beneden in seiner neuen, gemeinsam mit A. Neyt veröffentlichten Arbeit betont (pag. 47), daß sich der neue Kern ausschließlich auf Kosten der chromatischen Elemente aufbaue.

Die charakteristischen Kernfortsätze finden sich schon in der ersten Abhandlung van Beneden's kurz erwähnt. Es heißt da (pag. 246): „L'on constate fréquemment que la charpente chromatique du jeune noyau se montre constituée d'une portion principale, centrale, et d'une portion accessoire, formant un bourrelet marginal plus ou moins séparé de la première. Je pense que la masse principale provient de la transformation progressive du disque chromatique proprement dit, tandis que les restes des méridiens chromatiques donnent lieu à la formation du bourrelet marginal; celui-ci est peut-être constitué de plusieurs lobes."

Über die Vorbereitung zur nächsten Teilung findet sich lediglich die Thatsache verzeichnet, daß aus jedem Kerne wieder vier Schleifen hervorgehen.

Die zweite Arbeit, die wir hier zu betrachten haben, ist die von Zacharias (9). Im Gegensatz zu van Beneden hebt Zacharias hervor (pag. 172), „daß erst wieder ein Knäuelstadium durchlaufen wird, ehe die wirkliche Ruheform zur Ausbildung kommt." Mir scheint, daß in diesem Punkt beide Autoren, wenn auch in sehr verschiedenem Grade, Unrecht haben: van Beneden darin, daß er durch seine Leugnung des „Tochter-

knäuels“ den Verlauf der Teilung im Ascaridenei zu dem bei anderen Zellen konstatierten in einen unbegründeten Gegensatz stellt; ZACHARIAS darin, daß er als Knäuel eine Anordnung beschreibt und zeichnet (Fig. 35), die bei Ascaris sicherlich nicht vorkommt.

Wenn es sich darum handelt, festzustellen, was unter der Bezeichnung „Tochterknäuel (Dispirem)“ zu verstehen ist, so ist hierfür doch wohl die Darstellung, die FLEMMING als Begründer des Ausdrucks von dieser Phase gegeben hat, als maßgebend zu betrachten. Auf Seite 242 seines Zellenbuches spricht nun FLEMMING vom Dispirem und hebt für Kerne, die er als Beispiel dieser Phase anführt, hervor, daß „deutlich getrennte Fadenstücke vorhanden sind“. Allerdings ist FLEMMING der Meinung, daß „die Fadensegmente in den Knäueln sich großenteils durch Verschmelzung der Enden, vielleicht auch durch Zusammenschmelzung an Kreuzungsstellen, miteinander vereinigen mögen“; allein es ist dies lediglich eine, überdies mit ziemlicher Vorsicht ausgesprochene Hypothese und jedenfalls durch diese Ausdrucksweise nicht ein einfacher kontinuierlicher Faden für den Tochterknäuel postuliert. In dem neuen Werk über „die Kernteilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa“ ist von einer Vereinigung der einzelnen Elemente zur Bildung des Dispirems überhaupt keine Rede; als Tochterknäuel werden Formen mit deutlich freien Schleifenenden beschrieben und gezeichnet.

Als Charakteristikum für diese Phase kann also keinesfalls ein einfacher kontinuierlicher Faden angesehen werden; zur Bildung eines solchen kommt es nach den neuesten Untersuchungen wahrscheinlich nirgends. Das Dispirem läßt sich vielmehr auf Grund der Darstellung von FLEMMING und anderen Autoren kurz charakterisieren als der Zustand der chromatischen Tochterelemente, in welchem diese bisher steif gestreckten und homogenen Körper durch Schlängelung, Strukturveränderung und Aussenden zarter seitlicher Fortsätze sich zur Bildung des Kerngerüstes anschicken. In diesem Sinn besteht das Dispirem nicht nur nach meinen oben dargelegten Beobachtungen, sondern auch nach denen von VAN BENEDEN und NEYT auch bei Ascaris megalocephala; und in diesem Sinne hat wohl auch FLEMMING den Tochterknäuel aufgefaßt, wenn er sich an den Präparaten von ZACHARIAS von dem Vorhandensein dieser Phase bei Ascaris megalocephala überzeugt hat. Was aber ZACHARIAS selbst als Tochterknäuel zeichnet, nämlich einen einfachen, korkzieherartig gewundenen, von einem Ende

des Kerns zum entgegengesetzten in höchster Regelmäßigkeit sich erstreckenden Faden, das kann ich für nichts anderes halten als ein Schema, welches der Natur sehr wenig entspricht.

Auch die Zeichnungen von ruhenden Kernen, die ZACHARIAS in Fig. 36 u. 40 (Taf. X) gibt, muß ich für stark schematisiert erklären.

Bei der Vorbereitung der Kerne zur Teilung zeichnet ZACHARIAS (Fig. 37) wieder mit größter Deutlichkeit einen einzigen Knäuelfaden. Ich beschränke mich darauf, diese von meinen Befunden so wesentlich abweichende Angabe einfach zu konstatieren.

Der charakteristischen Kernfortsätze wird in der Abhandlung von ZACHARIAS keine Erwähnung gethan. Daß dieselben in seinen Präparaten aber zu sehen sind, das wird durch einige seiner Figuren (37 u. 41, Taf. X) sehr wahrscheinlich gemacht.

In der jüngst erschienenen Arbeit von VAN BENEDEN und NEYT (14) wird der Entstehung der Kerne der beiden primären Furchungskugeln und den weiteren Schicksalen dieser Kerne eine ziemlich ausführliche Darstellung zu teil. Die Resultate, zu denen die beiden Autoren hier gelangen, stimmen vielfach mit den gleichzeitig von mir veröffentlichten Beobachtungen (15) überein. Besonders die Anfänge der Kernrekonstruktion, die Windungen und Knickungen der Tochterelemente, werden in ganz der gleichen Weise geschildert; desgleichen kommen VAN BENEDEN und NEYT zu dem Resultat, daß in den meisten Fällen die Schleifenenden in den Kernfortsätzen isoliert bleiben, also ein kontinuierlicher Knäuelfaden nicht zustandekommt.

Hinsichtlich der Entstehung des Kernbläschens sind die Resultate der belgischen Forscher, zum Teil der Beobachtung, zum Teil wohl nur der Auffassung nach, von den meinigen abweichend. Schon bei der Besprechung der Bildung von Ei- und Spermakern wurde darauf hingewiesen, wie sich VAN BENEDEN die Entstehung des ruhenden Kerns vorstellt. Während nach meinen oben dargelegten Resultaten die Kernelemente in einem bestimmten Umkreis Zellsaft um sich ansammeln und so eine einheitliche, eigentümlich gestaltete Vakuole abgrenzen, in der sie sich durch Aussenden feiner, sekundär miteinander anastomosierender Fortsätze zu einem schwammigen Gerüstwerk umbilden, handelt es sich nach VAN BENEDEN und NEYT bei der Bildung des Kernraumes zunächst um eine selbständige Aufquellung der einzelnen Elemente. Diese sollen zu dicken, wurstartigen Körpern (boyaux) anschwellen, in denen sich das Chromatin, wie ein in Wasser getauchter Schwamm, zu

einem zarten körnig-fädigen Retikulum ausdehnt. Erst allmählich sollen diese vier Körper (boyaux) zur Berührung und Vereinigung gelangen, womit dann die Ruheform des Kerns erreicht wäre.

Den Vergleich der Gerüstbildung mit dem Aufquellen eines Schwammes kann ich nach meinen Erfahrungen nicht für gerechtfertigt halten. Streng genommen, wäre damit gesagt, daß schon das scheinbar solide und homogene chromatische Element die Struktur eines, allerdings zusammengepreßten, Schwammes besitzt, eine Annahme, für die jeder Anhaltspunkt fehlt und die mir überdies ziemlich unwahrscheinlich vorkommt. Sodann ist der Vorgang des Aufquellens eines Schwammes doch ein ganz anderer, wie die Umwandlung der Kernelemente in das Gerüst. Sollte dieser Vergleich zutreffend sein, dann müßte das ganze Gerüstwerk, wie es im fertigen Kern, einem Schwamme in der That vergleichbar, besteht, gleich in den Anfangsstadien sichtbar sein, es müßten sofort alle Bälkchen und Maschen des fertigen Kerns vorhanden sein, nur mit dem Unterschied, daß die Bälkchen dicker, die Maschen enger wären. Thatsächlich ist jedoch der Verlauf ein ganz anderer. Besonders in frühesten Stadien, wo der Prozeß noch in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann, läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß nicht von Anfang an aus jeder Schleife geschlossene Maschen hervortreten, sondern daß aus dem völlig solid erscheinenden Körper einfache Seitenzweige hervorsprossen, die erst durch sekundäre Verbindungen untereinander zur Bildung eines Retikulums, und zwar zunächst nur eines flächenhaft ausgebreiteten Netzwerks Veranlassung geben. Allem Anschein nach schreitet der Prozeß auch weiterhin in der gleichen Weise fort. Sonach läßt sich der Vorgang viel eher charakterisieren durch den von mir schon öfter gebrauchten Vergleich mit einem Rhizopoden, dessen Pseudopodien durch Verästelung und Anastomosen unter Umständen eine ganz ähnliche gerüstförmige Anordnung erzeugen können. Ein wesentlicher Unterschied bestände nur insofern, als sich der Chromatinkörper vollständig in das Retikulum auflöst, während der Rhizopodenleib nur einen Teil seiner Substanz zur Bildung seiner Fortsätze verwendet.

Die von van Beneden und Neyt beschriebene lange bestehende sichtbare Selbständigkeit der vier gerüstförmig umgewandelten Schleifen kann ich mir nur durch ein verschiedenes Verhalten unserer Objekte erklären, eine Verschiedenheit, die übrigens nichts Auffallendes hat. Schon bei der Bildung des Eikerns haben wir gesehen, daß zwar in der Regel die beiden chromatischen

Elemente, welche den Kern bilden, sofort von einer einheitlichen Vakuole umschlossen werden, daß aber in manchen Fällen jedes Stäbchen zunächst eine eigene Vakuole um sich erzeugt und daß diese beiden Bläschen für gewöhnlich wohl nachträglich miteinander verschmelzen, während sie in gewissen Fällen überhaupt nie zur Vereinigung gelangen. Auch für manche anderen Zellen ist ja schon seit langer Zeit der Nachweis geliefert worden, daß der neue Kern als eine Ansammlung kleiner Bläschen, deren jedes wohl einem chromatischen Element entspricht, auftritt, und daß diese erst später durch Verschmelzung eine einheitliche Vakuole bilden. So mag es auch in den von van Beneden und Neyt beobachteten Fällen bei Ascaris megalocephala sich verhalten; die vier „boyaux" wären demnach vier selbständige Kernvakuolen, die nachträglich zur Vereinigung gelangen.

Sehr abweichend von meinen Befunden ist endlich die Darstellung, welche van Beneden und Neyt von der Bildung der aus dem ruhenden Kern wieder hervortretenden Schleifen geben. Während ich in jedem Kernfortsatz, der einem Schleifenende seine Entstehung verdankt, auch wieder direkt einen einfachen axialen Chromatinfaden auftreten sehe, der an der Spitze der Aussackung sein Ende findet und damit zugleich das eine Ende einer der vier neuen Schleifen darstellt, soll nach van Beneden und Neyt in einen jeden dieser Kernfortsätze ein Chromatinfaden eintreten, bis zur Spitze verlaufen, hier umbiegen und wieder in das zentrale Bläschen zurückkehren. Dementsprechend sollen die Enden der definitiven vier Schleifen nicht von Anfang an vorhanden sein, sondern erst durch Segmentierung zweier ringförmig geschlossener Knäuelfäden entstehen, und zwar sollen die zwei Segmentierungspunkte eines jeden dieser Fäden an den erwähnten Umbiegungsstellen in den Ausbuchtungen der Vakuole ihre Lage haben. Aus diesem letzteren Verhalten wird der Schluß gezogen, daß die Substanz, die in einer an dem Aufbau des Kerns beteiligten Schleife vereinigt war, nun auf zwei Elemente verteilt wird.

So sehr nun diese Resultate auf den ersten Blick den meinigen zu widersprechen scheinen, so glaube ich dieselben doch unter gewissen Voraussetzungen auf das von mir beschriebene Verhalten zurückführen zu können. Jedenfalls darf ich behaupten, daß meine Ergebnisse an günstigeren Objekten gewonnen sind als die der belgischen Autoren; denn meine Beobachtungen sind zum großen Teil an Kernen angestellt, welche bis zu ihrer Auflösung acht oder wenigstens sieben deutlich ausgeprägte Fortsätze auf-

weisen, während van Beneden und Neyt, wie es scheint (Fig. 21, 22, 23, Taf. VI), nur Kerne mit vier Fortsätzen studiert haben, an denen gerade der wichtigste Punkt: die Beziehung der neuen Schleifenenden zu den früheren, gar nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann.

Fragen wir uns, wie ein solcher Kern mit nur vier Aussackungen entstanden sein kann, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß vier Schleifenenden der Tochterplatte vollständig in das zentrale Kernbläschen aufgenommen worden sind und nur die vier anderen zur Entstehung von Fortsätzen Veranlassung gegeben haben, sodann ist es aber auch möglich, daß eine oder die andere Ausbuchtung zweien sehr nahe zusammengelagerten Enden ihre Entstehung verdankt, ja selbst, daß jeder der vier Fortsätze zwei Schleifenenden umschließt. Diesen letzten Fall nun möchte ich für die von van Beneden und Neyt beschriebenen Kerne annehmen und ich finde für diese Vermutung einen bestimmten Anhaltspunkt in Fig. 21 (Taf. VI) dieser Autoren, indem die vier Fortsätze des hier gezeichneten Kerns mindestens doppelt so stark entwickelt sind als die Aussackungen in meinen Präparaten, welche nur ein Schleifenende enthalten. Trifft aber diese Voraussetzung zu, dann lassen sich die Beobachtungen der belgischen Forscher mit meinen Resultaten sehr wohl in Einklang bringen. Zunächst verliert die Angabe, daß in jeder Ausbuchtung des Kerns ein doppelter Chromatinfaden auftritt, alles Auffallende; denn ein Fortsatz, der zwei Schleifenenden der Tochterplatte in sich aufgenommen hat, muß auch nach meinen Befunden wieder zwei Enden aus sich hervorgehen lassen, wie dies in meiner Fig. 82 zu sehen ist und wie ich es auch an vielen anderen Kernen, nicht selten mehrfach an einem Kern, beobachtet habe. Solche Kerne sind an sich nicht imstande, über die Beziehungen der neuen Schleifen zu den früheren Auskunft zu geben; sie werden einer Beurteilung erst zugänglich, wenn man sich an Kernen mit acht Fortsätzen überzeugt hat, daß in einer jeden dieser acht Aussackungen stets nur ein einziges Schleifenende seine Entstehung nimmt. Hat man aber darüber vollkommene Sicherheit erlangt, dann ist man auch berechtigt, nach diesen klaren typischen Fällen jene nicht direkt zu analysierenden zu beurteilen und demgemäß zu behaupten, daß jeder Kernfortsatz, aus dem zwei Schleifenenden hervorgehen, auch zwei Enden in sich aufgenommen hat. So wäre das Bild, das v. Beneden und Neyt in ihrer Fig. 23 (Taf. VI) von der Bildung der vier neuen Schleifen geben, mit

meinen Resultaten sehr gut zu vereinigen. Was aber das vorhergehende (Fig. 22) betrifft, wo die vier Schleifen noch paarweise zu zwei ringförmig geschlossenen Knäuelfäden verbunden sein sollen, so möchte ich bemerken, daß diese Verbindung sehr wohl eine scheinbare sein kann, indem auch nach meinen Erfahrungen zwei in einem Fortsatz vereinigte Schleifenenden sehr häufig auf eine kürzere oder längere Strecke miteinander verschmolzen zu sein scheinen. Daß es sich hierbei aber nur um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, das geht aus dem Studium der mit acht Fortsätzen ausgestatteten Kerne aufs deutlichste hervor.

Ich glaubte eine solche Deutung der von van Beneden und Neyt gelieferten Darstellung versuchen zu dürfen, weil ich der Richtigkeit des von mir beschriebenen Verhaltens vollkommen sicher bin und weil es mir im höchsten Grade unwahrscheinlich vorkommt, daß die Entwicklung der gleichen Eiart in so fundamental verschiedener Weise verlaufen sollte.

VII. Archoplasma und Centrosomen in den beiden primären Furchungskugeln.

Die Verhältnisse, die wir in diesem Abschnitt zu betrachten haben, lassen sich, trotz ihrer Wichtigkeit, ziemlich kurz beschreiben, einmal wegen ihrer Einfachheit, sodann, weil sie mit ganz ähnlichen Vorgängen im befruchteten Ei die größte Übereinstimmung aufweisen. Am Schluß des V. Abschnittes haben wir gesehen, wie in jeder neu gebildeten Tochterzelle ein Centrosoma besteht als das eine Polkörperchen der Spindel, um welches sich nun die Polradien und die von den Tochterschleifen losgelösten Spindelfasern zu einer dichten körnigen Kugel kontrahieren. Diese Kugel besitzt die Größe einer der beiden im Ei vor der Teilung vorhandenen Archoplasmakugeln und ist ja in der That in allen ihren Teilen mit einer solchen identisch. Der weitere Verlauf ist nun, kurz gesagt, der, daß nach erfolgter Verdoppelung des Centrosomas, gerade wie im Ei, die einfache Kugel sich in zwei zerteilt, daß diese auseinanderrücken und unter Umwandlung zu fädigen Strahlensonnen die mittlerweile aus dem aufgelösten Kern hervorgegangenen chromatischen Elemente zwischen sich fassen und gemeinsam mit ihnen die nächste karyokinetische Figur erzeugen. Nur läßt sich, hauptsächlich infolge günstigerer optischer Be-

dingungen an diesem Vorgang in den Furchungskugeln ein sehr wichtiger Punkt genauer feststellen, als es im Ei möglich war.

In dem Referat meines Vortrags (10), in dem sich die Schicksale von Centrosoma und Archoplasma in den Blastomeren kurz beschrieben finden, heißt es (p. 80), daß die aus den Spindelfasern und Polradien kontrahierte kugelige Ansammlung körniger Substanz sich „ziemlich gleichmäßig in der Zelle ausbreite“ und sich erst später wieder um das noch einfache Zentralkörperchen zusammenziehe. Diese Angabe bezieht sich auf Präparate, an denen ich zwar im nächsten Umkreis um das Centrosoma, durch den bekannten hellen Hof von demselben getrennt, noch eine dichtere Anhäufung des körnigen Archoplasmas nachweisen konnte, dagegen nach außen gegen die übrige Zellsubstanz mir eine Abgrenzung durchaus nicht möglich war. Später habe ich dann andere Präparate zu Gesicht bekommen, wo auf allen Stadien bis zur Verdoppelung des Zentralkörperchens das Archoplasma als kugelige oder ellipsoide Anhäufung sich scharf gegen das Cytoplasma absetzt. Für meine Zeichnungen (Fig. 71, 73, 74, 75) habe ich Präparate dieser letzteren Art ausgewählt, ohne damit dem zuerst beschriebenen Verhalten weniger Realität zuerkennen zu wollen. Es scheint mir vielmehr, daß in dieser Hinsicht eine gewisse Variabilität herrscht, die vielleicht in einer verschieden raschen Entwicklung der Eier ihren Grund hat, daß bei langsamerem Verlauf, d. h. bei längerem Bestehen der ruhenden Zelle die aus der Strahlensonne entstandene körnige Kugel sich mehr oder weniger weit in der Zellsubstanz ausbreitet, während bei rascher Aufeinanderfolge der Teilungen hierzu keine Zeit bleibt. Wir haben ja ganz die gleichen Differenzen auch im Ei kennen gelernt, indem hier die um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bald in dieser Form bis zu ihrer Teilung fortbesteht, bald in den Zwischenstadien auf einen größeren Umkreis, ja über den ganzen Zellraum sich zerstreut.

In allen Fällen — und das ist das Wichtige — läßt sich das Centrosoma, das als Polkörperchen der Spindel in die eine Tochterzelle übergetreten ist, auch weiterhin mit Sicherheit nachweisen. Es ist ein kleines kugeliges Körperchen, etwa von der gleichen Größe, die es im Ei bei seinem ersten Auftreten (Fig. 33) erkennen ließ, wie dort durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und dank dem hellen Hof, der es vom Archoplasma trennt, leicht nachweisbar.

Auf einem gewissen Stadium teilt sich das Centrosoma.

Wir haben im Ei an Stelle des anfangs nur in der Einzahl vorhandenen Zentralkörperchens (Fig. 32) nach einiger Zeit deren zwei gefunden (Fig. 33) und als wahrscheinlich hinstellen können, daß diese zwei Centrosomen aus dem vorher einfachen durch Teilung entstanden sind. In den Furchungskugeln läßt sich diese Entstehungsweise mit voller Sicherheit verfolgen. Die ersten Stadien des Teilungsprozesses sind natürlich bei der Kleinheit des Objekts nicht klar zu erkennen. Immerhin glaube ich in manchen Präparaten an dem noch einfachen kugeligen Körperchen längs eines größten Kreises eine seichte Furche wahrnehmen zu können, die als erste Andeutung einer Trennung in zwei Hälften zu deuten wäre. Allein hier sind Täuschungen nicht ausgeschlossen. Wirklich beweisend dagegen sind solche Bilder, wo man bereits, dicht benachbart, zwei Centrosomen konstatieren kann, die durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen. Ein solches Stadium ist in Fig. 75 dargestellt. Der helle Hof, der in Form einer Hantel nicht nur die Centra selbst, sondern auch deren Verbindungsstück umgibt, verleiht dem Bilde in der Regel eine Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Wie es Fig. 75 in der unteren Zelle zeigt, so fand ich auch in den meisten anderen Fällen das verbindende Fädchen nicht gerade zwischen den beiden Tochtercentrosomen ausgestreckt, sondern bald stärker, bald schwächer gekrümmt.

Bei etwas größerer Entfernung der beiden Körperchen voneinander ist das Verbindungsfädchen verschwunden und damit die Teilung vollendet. Man sieht noch eine Zeit lang eine Körnchenfreie Straße zwischen den beiden Tochtercentrosomen hinziehen, bis auch diese schließlich nicht mehr nachweisbar ist.

Die weitere Entwicklung ist nun so völlig identisch mit der für das Ei beschriebenen, daß eine ins einzelne gehende Darstellung überflüssig ist. Wie dort quellen die beiden Zentralkörperchen, indem sie sich immer weiter voneinander entfernen, zu ziemlich großen blassen Kugeln mit einem zentralen Korn auf; das Archoplasma streckt sich dieser Entfernung entsprechend zur Ei- und Hantelform (Fig. 75, 76) und schnürt sich schließlich zu zwei Kugeln durch (Fig. 77). Genau wie im Ei ordnen sich dann die Archoplasmamikrosomen zu radialen Reihen und wandeln sich in Fibrillen um, die nach allen Richtungen über den ursprüng-

lichen Umfang der Kugel hinausstrahlen. In gleicher Weise wie im Ei erfolgt endlich durch das Zusammentreten dieser Fädchen mit den chromatischen Elementen des Kerns die Bildung der Spindel, nur daß dieser Vorgang in den Furchungskugeln wegen der dichten Zusammenhäufung der vier Schleifen in einem Kern nicht so klar in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann.

Diese allgemeine Darstellung, in welcher wir die Schicksale des Archoplasmas und seiner Centra nur für sich allein betrachtet haben, ist nun noch nach zwei Richtungen zu ergänzen:

1) hinsichtlich der zeitlichen Beziehung der einzelnen Phasen zum Entwicklungszustand des Kerns,

2) hinsichtlich der Lagerung des Archoplasmasystems zum Kern und in der Zelle.

Der erste Punkt läßt sich mit wenigen Worten erledigen. Die Umwandlung der aus den Polradien und Spindelfasern zusammengesetzten Strahlensonne in die gleichmäßig körnige Kugel ist gewöhnlich auf einem Stadium vollzogen, wo sich um das Kerngerüst die ersten Spuren der Membran nachweisen lassen. In manchen Fällen jedoch ist die strahlige Struktur auch noch später zu erkennen.

Die Teilung des Centrosomas geschieht, wenn wir die zweifelhaften Anfangsstadien außer Acht lassen, zur Zeit, wo in dem völlig ausgewachsenen Kern die Knäuelbildung beginnt. Auf Stadien, wo sich im Kern die vier aus dem Gerüst entstandenen Schleifen isoliert verfolgen lassen, ist die Archoplasmaanhäufung hantelförmig geworden, zur Zeit der Kernauflösung ist dieselbe zu zwei völlig getrennten Kugeln durchgeschnürt. In allen von mir beobachteten Fällen sind diese zeitlichen Beziehungen ziemlich genau die gleichen. Erwähnenswert ist, daß sie zugleich mit den für das Ei festgestellten vollkommen übereinstimmen.

Weniger konstant sind die räumlichen Beziehungen. In den Anfangsstadien allerdings sind keine besonderen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Eiern zu erkennen. Das Centrosoma behält die Lage, die es als Polkörperchen der Spindel eingenommen hat, zunächst bei, d. h. es bildet die Spitze eines senkrechten Kegels, dessen Basis von dem entstehenden Kernbläschen gebildet wird. Die Lage der Archoplasmakugel ist damit zugleich bestimmt. Auf späteren Stadien zeigt sich eine immer weiter gehende Variabilität. Das Zentralkörperchen kann weiter vom Kern wegrücken, als es in der Teilungsfigur von seiner Tochterplatte entfernt war, und in diesen Fällen findet sich zwischen den Kern

und die demselben zugekehrte Seite der Archoplasmakugel eine bald schmälere, bald breitere Schicht homogener Zellsubstanz eingeschoben (Fig. 71). In anderen Eiern ist das Centrosoma umgekehrt sehr nahe an den Kern herangetreten, womit eine oft ziemlich beträchtliche Abplattung der dicht an die Kernmembran angeschmiegten Archoplasmaanhäufung verbunden ist (Fig. 74).

Abgesehen von diesen Lageverschiebungen, die sich in der Richtung der alten Teilungsachse vollziehen, kommen nun, wenn auch seltener, andere vor, in denen das Centrosoma seitlich aus seiner ursprünglichen Lage sich entfernt. Die Archoplasmakugel kann von der Polseite des Kerns nach irgend einer anderen Seite mehr oder weniger weit abrücken, unter Umständen so weit, daß sie mit einem Teil der Kernfortsätze in Berührung kommt.

Diese Verschiebungen sind natürlich auch in den späteren Stadien noch sichtbar, wenn nicht hier sogar noch weiter gediehen (Fig. 76).

Die Teilungsrichtung des Zentralkörperchens, d. h. die Verbindungslinie der beiden noch in Zusammenhang befindlichen Tochtercentrosomen, steht gewöhnlich auf der Achse der ersten Furchungsspindel senkrecht; sie kann aber auch mehr oder weniger schief zu derselben gerichtet sein (Fig. 75). Desgleichen ist die Orientierung der Verbindungslinie der beiden Centrosomen nach erfolgter Teilung des Archoplasmas eine sehr variable. Diese Linie kann einerseits auf der vorhergegangenen Teilungsachse senkrecht stehen, andererseits derselben parallel gerichtet sein, und zwischen diesen Extremen existieren alle Mittelstufen einer schiefen Stellung (Fig. 77). Ganz das Gleiche gilt auch für die neue Teilungsachse nach der völligen Ausbildung der karyokinetischen Figur (Fig. 78).

Zwischen den beiden Schwesterzellen besteht hinsichtlich der Stellung ihrer Teilungsfiguren durchaus keine gesetzmäßige Beziehung. Jede denkbare Lagerung der beiden Teilungsachsen zu einander scheint in der That vorzukommen.

Von besonderem Interesse ist die aus den beschriebenen Lageverschiedenheiten sich ergebende räumliche Unabhängigkeit der ruhenden Archoplasmakugel, sowie ihrer Teilstücke, vom Kern. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle (van Beneden und Neyt zeichnen nur solche) die Archoplasmaansammlung ihre Lage an der Polseite des Kerns beibehält und dann weiterhin die beiden Tochterkugeln eine symmetrische Stellung zum Kern

einnehmen, so beweisen doch die Abweichungen zur Genüge, daß es sich bei jener regelmäßigeren Anordnung nicht um eine gesetzmäßige Beziehung handelt, sondern nur um ein bedeutungsloses Fortbestehen eines bei der vorausgehenden Entwicklung geschaffenen und dort notwendigen Lageverhältnisses. Auch im Ei fehlt, wie im IV. Abschnitt ausführlich auseinandergesetzt worden ist, jede Gesetzmäßigkeit in den räumlichen Beziehungen zwischen den beiden Geschlechtskernen einerseits und den Centrosomen mit ihren Archoplasmakugeln andererseits.

Wenn wir im Vorstehenden bei jeder Gelegenheit eine vollkommene Übereinstimmung zwischen dem befruchteten Ei und seinen beiden Tochterzellen hinsichtlich des Verhaltens von Archoplasma und Centrosomen hervorheben konnten, so muß hier doch auch noch einmal auf einen sehr wesentlichen Unterschied zwischen beiden aufmerksam gemacht werden, der, bei der sonstigen Gleichartigkeit des Prozesses in der Mutter- und Tochterzelle, um so bedeutsamer erscheint. Dieser Unterschied liegt in dem ersten Auftreten der in Rede stehenden Strukturen im Ei einerseits, in der Furchungszelle andererseits.

Die letztere besitzt ihr ganzes Archoplasmasystem sofort bei ihrer Entstehung in der einen Hälfte der achromatischen Teilungsfigur: dem Polkörperchen mit seinen fädigen Strahlen. Es ist dies die durch Teilung entstandene Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle (des befruchteten Eies), die nun — wie der Tochterkern wieder zum Mutterkern wird — so gleichfalls in der Furchungszelle wieder ein Ganzes darstellt, das, abermals sich teilend, die gleichen Organe für die beiden Tochterzellen liefert. So schreitet dieser Prozeß von einer Generation zur nächsten stets in gleicher Weise fort: jede Tochterzelle erhält bei ihrer Entstehung in der ihr zukommenden Hälfte der achromatischen Teilungsfigur die Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle, aus welcher Hälfte sich nach vorausgegangener Teilung wieder eine g a n z e karyokinetische Figur erzeugt.

Daß dies im befruchteten Ei nicht so sein kann, ließe sich durch eine einfache Überlegung von vornherein angeben. Denn das befruchtete Ei ist ja ein Verschmelzungsprodukt aus z w e i Zellen. Würden sich nun diese beiden Zellen ebenso verhalten, wie eine Furchungszelle, d. h. würden sie, wie jene, bei ihrer Entstehung ein vollständiges Archoplasmasystem mit einem Centrosoma erhalten, dasselbe weiterhin bewahren und schließlich durch Teilung verdoppeln, so müßten im befruchteten Ei (nach Ab-

trennung des zweiten Richtungskörpers) von Anfang an zwei und später durch deren Teilung vier Archoplasmakugeln vorhanden sein, die nun eine vierpolige karyokinetische Figur erzeugen müßten. Da dies nicht der Fall ist, vielmehr im befruchteten Ei, gerade wie in den Furchungszellen, aus einer zunächst einfachen Kugel deren zwei entstehen, so muß entweder die Eizelle, oder die Samenzelle, oder es müssen beide in ihrer Konstitution von den Furchungszellen verschieden sein.

Dieses Resultat einer einfachen Erwägung findet durch die im IV. Abschnitt niedergelegten Thatsachen eine entschiedene Bestätigung. Es kann nach den dort ausführlich erörterten Befunden einerseits als gewiß gelten, daß die archoplasmatische Substanz des befruchteten Eies, wenigstens zum weitaus größten Teil, der Eizelle entstammt, während andererseits mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden darf, daß das Centrosoma vom Spermatozoon geliefert wird. Die Tragweite eines solchen Verhältnisses, das in gleicher Weise auch für andere Eier zu gelten scheint, habe ich bereits in einem mittlerweile erschienenen Vortrag (25) kurz dargelegt.

Von Litteratur, soweit sie sich auf die in diesem Abschnitt besprochenen Verhältnisse bezieht, erfordern nur die Angaben von van Beneden und Neyt (14) eine kurze Betrachtung. Während van Beneden in seiner ersten Abhandlung nur angeben konnte, daß das Polkörperchen mit seiner „sphère attractive“ nicht in den Kern aufgenommen wird, sondern noch eine Zeit lang neben dem in Rekonstruktion begriffenen Kern nachweisbar bleibt, konnten die beiden genannten Autoren in ihrer neuen Arbeit auch die weiteren Schicksale der in Rede stehenden Gebilde verfolgen. Sie konnten, in gleicher Weise wie ich (10), feststellen, daß das Centrosoma außerhalb des Kerns bestehen bleibt, daß es sich nach einiger Zeit teilt, daß die beiden Hälften sich voneinander entfernen und dementsprechend eine Streckung und schließliche Teilung der Archoplasmakugel (sphère attractive) eintritt.

Allein neben dieser vollkommenen Übereinstimmung zwischen unseren Beobachtungen, soweit es sich um den Verlauf an sich handelt, besteht eine sehr beträchtliche Differenz zwischen meinen Befunden und denen der belgischen Forscher hinsichtlich der zeitlichen Beziehungen der einzelnen Phasen zu dem jeweiligen Entwicklungszustand des Kerns. Während ich die

Teilung des Centrosomas erst auf Stadien beobachten kann, wo das Kerngerüst sich bereits wieder in die einzelnen Fäden zu kontrahieren beginnt, zeigt sich diese Teilung in den Präparaten der belgischen Forscher schon in den ersten Phasen der Kernrekonstruktion, ja unter Umständen (Fig. 7, Taf. I) noch früher. Die Hantelform der Archoplasmaansammlung, die an meinen Eiern zu einer Zeit besteht, wo sich im Kern bereits die vier Schleifen einzeln verfolgen lassen, findet sich nach van Beneden und Neyt gleichzeitig mit dem ruhenden Kern, und in ihren Präparaten mit Anfangsstadien des Knäuels (Fig. 11, Taf. I) sind bereits zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln vorhanden, während sich, wie gesagt, in meinen Präparaten um diese Zeit erst die Teilung des Zentralkörperchens vollzieht.

Wie im IV. Abschnitt berichtet worden ist, bestehen die gleichen Verschiedenheiten zwischen meinen Befunden und denen van Beneden's und Neyt's auch für das Ei. Hier wie dort entspricht einem bestimmten Stadium der Kernmetamorphose in den Präparaten der belgischen Forscher eine viel frühere Phase der Archoplasma-Umbildungen als in meinen Präparaten. Vielleicht hängen diese Unterschiede mit einer verschieden raschen Entwicklung der Eier zusammen.

VIII. Abnormes und Pathologisches.

Beim Studium meiner Präparate habe ich stets mit besonderer Aufmerksamkeit auf solche Eier geachtet, welche in irgend welcher Weise Abweichungen von dem normalen Zustand darzubieten schienen. Denn fast jede abnorme Figur wird ja, indem sie von den mehrfachen, ja oft vielen Möglichkeiten, welche wir als Ursachen und Bedingungen einer Erscheinung zunächst zulassen müssen, die eine oder andere ausschließt, unsere Einsicht fördern und unser Urteil fester gestalten müssen.

Seitdem wir durch die grundlegenden experimentellen Untersuchungen der Brüder Hertwig gelernt haben, viele der interessantesten pathologischen Zustände in Zellen an geeigneten Objekten künstlich zu erzeugen, mag es vielleicht als eine überflüssige Mühe erscheinen, die gleichen oder ähnliche Erscheinungen als zufällige Vorkommnisse aus Tausenden von normal sich entwickelnden Eiern herauszusuchen. Allein es kommt uns ja

nicht nur darauf an, einen abnormen Zustand überhaupt kennen zu lernen, sondern auch, ihn gerade an einem Objekt zu studieren, das vermöge der Beschaffenheit seiner einzelnen Teile die günstigsten Bedingungen für die Untersuchung darbietet; und da stehen eben nach allen bisherigen Erfahrungen die Eier von Ascaris megalocephala obenan. Darum würde es sich wohl verlohnen, gerade an diesen, experimenteller Beeinflussung nicht zugänglichen Eiern abnormen und pathologischen Entwicklungszuständen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Leider ist die Zahl solcher abnormer Eier in meinen Präparaten nur eine sehr geringe. Einige davon, die hier zu besprechen wären, so die Fig. 45—47, 61, 62, 63, 73 u. 84 habe ich schon an verschiedenen Stellen vorweggenommen, weil sie die aus den normalen Bildern gezogenen Folgerungen in wirksamer Weise unterstützen konnten. Hier bleiben nur noch einige weiter abliegende Fälle übrig von sehr verschiedener Art.

Den Anfang mag das Ei machen, das in Fig. 94 abgebildet ist. Dasselbe fand sich unter Eiern, deren Geschlechtskerne, zur Teilung vorbereitet, je zwei leicht zu verfolgende Knäuelfäden erkennen lassen. Das zu besprechende Ei hat in normaler Weise die beiden Perivitellinhüllen und zwei Richtungskörper gebildet und zeigt, wie die umliegenden, im Kern zwei Chromatinschleifen. Allein während die anderen Eier zwei solche Kerne (Ei- und Spermakern) besitzen, findet sich in unserem Ei nur ein einziger Kern. Dagegen enthält das Ei außerdem, der Oberfläche dicht angelagert, ein unzweifelhaftes Spermatozoon.

Um auf Einzelheiten einzugehen, so stimmt der Kern in seiner Größe mit einem der normalen Geschlechtskerne des gleichen Stadiums überein. Dieser Umstand, sowie das Vorhandensein von nur zwei Kernfäden schließt die Möglichkeit, daß hier ein durch Verschmelzung entstandener erster Furchungskern vorliege, aus und läßt nur die Deutung des Kerns als Eikern zu. Ein Spermakern also fehlt, und die Ursache dieses Mangels gibt uns das Präparat selbst zu erkennen: das eingedrungene Spermatozoon ist aus einem Grund, den wir nicht kennen, dicht unter der Eioberfläche liegen geblieben und hat sich nicht weiter entwickelt. Der Kern des Samenkörpers ist von gleicher Größe, Form und Färbbarkeit und ebenso homogen, wie der eines freien Spermatozoons, und der Protoplasmakörper zeigt etwa das Aussehen, wie normal während der Bildung des ersten Richtungskörpers. Auffallend an demselben ist nur das eine, daß er nicht die geringste Spur von Färbung aufweist, während er unter gewöhn-

lichen Verhältnissen auch noch als spärlicher Rest seine Affinität für Karmin bewahrt.

Was das Präparat zunächst lehrt, das ist, daß der Vorgang der Richtungskörperbildung mit allem, was daran hängt, vor sich gehen kann, ohne daß das Spermatozoon die sonst während dieser Zeit erfolgenden Umbildungen erfährt. Es scheint vielmehr, daß der einmalige Anstoß, den das Spermatozoon bei seinem Eindringen, sei es in mechanischer oder chemischer oder irgend einer anderen Weise gibt, ausreicht, um den Prozeß der Eireifung ins Rollen und zum Ablauf zu bringen. Es würde dies ja am besten übereinstimmen mit dem Umstand, daß die Bildung der Richtungskörper ohne Zweifel einmal ein vom Eindringen des Samenkörpers unabhängiger Vorgang war, der erst sekundär in Abhängigkeit davon getreten ist, — eine Änderung, die wohl dadurch zustandekam, daß lediglich die Einleitung der Reifungsvorgänge von dem Eindringen des Spermatozoons abhängig gemacht wurde.

Merkwürdiger ist an unserem Ei, daß nicht nur die Bildung der Richtungskörper in normaler Weise abläuft, sondern daß weiterhin auch der Eikern sich wie gewöhnlich entwickelt, d. h. sich, durch die Kontraktion seines Kerngerüstes zu zwei Schleifen, für die Furchung vorbereitet. Während die Eireifung ja bei vielen Eiern vom Spermatozoon unabhängig ist, sehen wir doch die Vorbereitung der weiblichen Kernsubstanz zur Furchung sonst überall entweder erst nach der Vereinigung des Eikerns mit dem Spermakern oder wenigstens unter gleichzeitiger Entwicklung des männlichen Kerns sich vollziehen. Unser Ei lehrt, daß auch das letztere nicht unerläßlich ist.

Die interessanteste Frage, die sich an den Fall knüpft, ist jedenfalls die: Wie würde sich das Ei weiter entwickeln? Vor allem: würde es sich teilen?

Ich glaube, daß diese Frage verneint werden muß. Denn zur Teilung genügt ja nicht die Metamorphose des Kerns, sondern es sind auch Organe des Zellkörpers, die beiden Archoplasmakugeln mit ihren Centrosomen, notwendig. Und diese Organe, die auf dem fraglichen Stadium und in allen umliegenden Eiern deutlich zu erkennen sind, fehlen in unserem Ei vollständig. Die körnige Substanz, das Archoplasma, ist zwar zerstreut vorhanden, aber es fehlen die dasselbe beherrschenden Centra, ohne die eine Teilung nicht möglich ist.

Dieser Mangel in unserem Ei gegenüber gleichalterigen anderen muß, meines Erachtens, als das wichtigste Verhalten an dem

Präparat hervorgehoben werden. Denn dadurch wird einerseits aufs neue und schlagendste der in dieser Arbeit schon wiederholt ausgesprochene Satz bestätigt, daß die für die Teilung notwendigen Umbildungen im Kern und in der Zellsubstanz zwei voneinander unabhängige Vorgänge sind, die nur für gewöhnlich geregelt ineinandergreifen; andererseits kann der Mangel der Teilungscentra in einem, soweit wir sehen, ganz gesunden Ei wohl nur dem allein abnorm sich verhaltenden Spermatozoon zur Last gelegt werden. Daraus würde sich aber als einfachste Annahme ergeben, daß die Centrosomen, wo sie vorhanden sind, dem Spermatozoon entstammen, eine Annahme, für die ja nicht nur die im IV. Abschnitt beschriebenen Verhältnisse normaler Eier sprechen, sondern die auch durch die Vergleichung mit dem Befruchtungsvorgang bei anderen Tieren in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wird.

Eine ganz andere Art von Abnormität zeigen die in Fig. 88 bis 92 abgebildeten Eier. Es handelt sich an diesen Präparaten um Abweichungen von den sonst so konstanten Zahlenverhältnissen der chromatischen Elemente. Das Keimbläschen des Eies von Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) besitzt bekanntlich zwei chromatische Elemente, die in Gestalt von je vier zu einem prismatischen Körper vereinigten Stäbchen in die erste Richtungsspindel eintreten und hier halbiert werden. Zwei von den hierdurch gebildeten Doppelstäbchen gelangen in den ersten Richtungskörper, die zwei anderen bleiben im Ei und werden nun in der zweiten Richtungsspindel abermals halbiert. So erhält der zweite Richtungskörper zwei einfache Stäbchen, während zwei gleiche dem jetzt reifen Ei zu teil werden, wo sie sich in den Eikern umbilden. Auch der Spermakern geht, wie man häufig konstatieren kann, aus zwei chromatischen Elementen hervor. Bei der Auflösung der Geschlechtskerne entwickeln sich aus jedem derselben zwei Chromatinschleifen, so daß die erste Furchungsspindel deren stets vier enthält. Vier Schleifen finden wir dann weiterhin in den Teilungsfiguren der beiden primären Furchungskugeln. In diesen Zahlenverhältnissen spricht sich nicht nur durch die Konstanz, mit der sie in allen Eiern wiederkehren, eine strenge Gesetzmäßigkeit aus, sondern es liegt überdies in der numerischen Gleichheit der Elemente aufeinanderfolgender Kerngenerationen ein entschiedener Hinweis dafür, daß die Zahl der aus einem ruhenden

Kern hervorgehenden chromatischen Elemente durch die Zahl der in die Bildung dieses Kerns eingegangenen Elemente bestimmt wird.

Für die Entscheidung der hiermit angeregten Frage sind nun von großer Bedeutung Fälle von Verschleppung einzelner Kernelemente, wie solche bei der Bildung der Richtungskörper vorkommen und wie ich sie im ersten Heft dieser Studien eingehend beschrieben habe. Während man im allgemeinen nur dadurch, daß man eine sich teilende Zelle gewissermaßen in flagranti ertappt, lediglich das Faktum der Verschleppung konstatieren kann, lassen sich in den Eiern von Ascaris megalocephala auch die Folgen, die ein solches in den unrechten Kern geratenes Element hier und in den folgenden Generationen bedingt, noch auf lange hinaus mit voller Sicherheit angeben. Diese Möglichkeit ist dadurch bedingt, daß die Elemente, welche in den Richtungskörpern entfernt worden sind, fast gar keine Veränderungen erleiden, so daß man noch in späteren Furchungsstadien die zwei Doppelstäbchen des ersten, die zwei einfachen des zweiten Richtungskörpers, im ganzen also sechs[1]) dem Ei nicht angehörige Elemente in den Eihüllen nachweisen kann. Ist nun diese Zahl einmal vermehrt oder vermindert, so ist es vollkommen sicher, daß jedes in den Richtungskörpern fehlende Element in das Ei aufgenommen worden ist, während jedes in den Richtungskörpern überzählige dem Ei fehlen muß. So erlaubt hier also die einfache Untersuchung der Richtungskörper auszusagen, aus wie vielen Elementen der Eikern entstanden ist, und wenn nun im befruchteten Ei oder in den Furchungskugeln wieder eine Zählung der Elemente möglich ist, so kann man nachsehen, ob die hier bestehende Zahl durch die Verschleppung beeinflußt worden ist oder nicht. Und da ergibt sich nun die wichtige Thatsache, daß sich für jedes in den Richtungskörpern fehlende Stäbchen im Ei eine Schleife über die normale Zahl nachweisen läßt.

Bevor ich die Präparate, welche diesen Satz beweisen, beschreibe, möchte ich noch zu einem im XXI. Bande dieser Zeitschrift mitgeteilten Fall von Verschleppung einen Nachtrag liefern. Ich habe dort in Fig. 53 (Taf. XXVI) ein Ei gezeichnet, das zwischen der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers abgetötet worden ist. Im

---

1) Ich rechne der Einfachheit wegen jedes Doppelstäbchen des I. Richtungskörpers als zwei Elemente, was ja auch insofern gerechtfertigt ist, als der I. Richtungskörper eigentlich zwei Zellen mit je zwei einfachen Stäbchen repräsentiert.

Richtungskörper findet sich an Stelle der normalen zwei Doppelstäbchen ein solches Doppelelement und daneben ein einfaches Stäbchen, die andere Hälfte dieses letzteren Elements ist im Ei zurückgeblieben. Ich habe bei der Beschreibung dieses Eies (p. 56) hervorgehoben, daß es interessant wäre, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält, daß es mir aber bis dahin nicht möglich war, ein Folgestadium aufzufinden. Seitdem sind mir nun zwei solche zu Gesicht gekommen; es sind die beiden in Fig. 91 und 92 dieses Heftes abgebildeten Eier. Beide zeigen im ersten Richtungskörper ein doppeltes und ein einfaches Stäbchen und lassen sich dadurch mit Sicherheit als Weiterbildungen des damals beschriebenen Eies erkennen. Das Ei der Fig. 91 besitzt eine fertige zweite Richtungsspindel und in dieser findet sich das abnormerweise zurückgebliebene Stäbchen neben den zwei normalen Doppelelementen in der Äquatorialebene. Sein weiteres Schicksal ist ungewiß; so viel läßt sich jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß sich dieses Stäbchen nicht teilt, sondern daß es, wie es ist, — wohl vom Zufall bestimmt — entweder dem zweiten Richtungskörper oder dem reifen Ei zu teil wird. Fig. 92 zeigt nun in der That diesen letzteren Ausgang; das verschleppte Element ist im Ei zurückgeblieben und bildet sich hier neben den zwei normalen Elementen in das Gerüst des Eikerns um. Auf die besondere Wichtigkeit gerade dieses Falles werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

Was nun die speziell hierher gehörigen Fälle betrifft, so mag zuerst das in Fig. 90 abgebildete Ei betrachtet werden. Bei diesem hat sich während der Reifung insofern eine Irregularität zugetragen, als der zweite Richtungskörper nur ein einziges Chromatinstäbchen erhalten hat, so dass also das andere (der erste Richtungskörper ist normal gebildet) im Ei zurückgehalten worden sein muß. Schon im XXI. Bande dieser Zeitschrift ist ein solcher Fall zur Sprache gekommen und in Fig. 55 (Taf. XXVI) abgebildet worden. Es handelte sich um ein Ei, das auf dem Stadium der bläschenförmigen Vorkerne abgetötet worden war und in dem sich neben dem normalen Ei- und Spermakern noch ein dritter, etwa halb so grosser Kern vorfand, der ohne Zweifel aus dem verschleppten Element entstanden war. Das in Fig. 90 gezeichnete Ei repräsentiert ein späteres Stadium; es zeigt eine normale zweipolige erste Furchungsspindel mit fertiger Aquatorialplatte; diese aber enthält nicht, wie gewöhnlich, vier, sondern fünf Chromatinschleifen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Plus durch das abnormer-

weise im Ei zurückgebliebene Stäbchen verursacht ist, höchst wahrscheinlich entspricht eine von den fünf Schleifen direkt diesem verschleppten Element. Ein Unterschied zwischen den Schleifen, in der Weise, daß eine derselben von den vier anderen in irgend welcher Hinsicht abwiche, läßt sich nicht nachweisen. Das für den zweiten Richtungskörper bestimmte Stäbchen scheint demnach genau die nämlichen Eigenschaften zu besitzen, wie die Elemente, aus denen sich Ei- und Spermakern aufbauen, jedenfalls ist die Anwesenheit dieses Elements im Ei für die Entwicklung, soweit wir sehen, kein Hindernis.

Während ich einen Fall, wie diesen, nur zweimal beobachtet habe, sind mir wiederholt und auf verschiedenen Stadien andere zu Gesicht gekommen, die sich aus der im XXI. Bande dieser Zeitschrift ausführlich beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung ableiten. Wie dort auseinandergesetzt worden ist, findet sich in meinen Präparaten eine nicht geringe Zahl von Eiern, in denen infolge tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel zwar eine Teilung der chromatischen Elemente, aber keine Zellteilung eintritt, so daß die zwei, normalerweise im ersten Richtungskörper abgetrennten Doppelstäbchen im Ei verbleiben. Die zweite Richtungsspindel enthält demnach — anstatt zwei — vier chromatische Elemente, die nun hier eine reguläre Teilung mit Ausstoßung der vier äußeren Hälften in einem einzigen Richtungskörper erleiden. Der Eikern entsteht in diesen Fällen nicht aus zwei, sondern aus vier Stäbchen.

Bis hierher ist dieser Entwicklungsgang im XXI. Bande dieser Zeitschrift verfolgt worden; die in Fig. 88 und 89 (Taf. XXIII) abgebildeten Eier repräsentieren Stadien aus seinem weiteren Verlauf. In der ersteren Figur sehen wir die beiden Geschlechtskerne zur Zeit ihrer Auflösung, die Membranen scheinen vor kurzem geschwunden zu sein, die chromatischen Elemente zeigen durch ihre Gruppierung noch an, wie sie auf die beiden Kerne zu beziehen sind. Aus dem einen Kern sind, wie gewöhnlich, zwei Schleifen hervorgegangen, aus dem anderen dagegen deren vier. Es ist nur ein einziger Richtungskörper vorhanden, dessen Elementenzahl sich gleichfalls mit voller Sicherheit auf vier bestimmen läßt. Die Interpretation der Figur kann demnach nicht zweifelhaft sein: in die Bildung des Eikerns sind vier Chromatinstäbchen eingegangen, und als Folge davon gehen auch wieder vier Schleifen aus demselben hervor.

Ein späteres Stadium zeigt Fig. 89 a, b. Das Ei, das sich durch den Besitz eines einzigen, vier Stäbchen umschließenden

Richtungskörpers als dem gleichen abnormen Entwicklungsgang angehörig kennzeichnet, enthält eine reguläre zweipolige Furchungsspindel mit noch ziemlich nahe benachbarten Tochterplattten. Diese aber sind dadurch von den gewöhnlichen verschieden, daß sie, anstatt aus vier, aus je sechs chromatischen Elementen bestehen (Fig. 89 b). Wir sind berechtigt, zwei Paare dieser Schwesterschleifen auf den Spermakern, die übrigen vier Paare auf den Eikern zurückzuführen.

Diese Abnormitäten sind nun nach verschiedener Richtung bedeutungsvoll. Erstlich belehren sie uns, wie schon im XXI. Bande dieser Zeitschrift hervorgehoben worden ist, bis zu einem gewissen Grad über die Qualität der in den Richtungskörpern entfernten chromatischen Elemente, indem sie darthun, daß diese Körper sich genau wie die normalerweise dem Ei zugeteilten Stäbchen weiter entwickeln, wofern sie nur unter die gleichen Bedingungen gebracht werden wie diese. Weiterhin lassen die beschriebenen Fälle kaum einen Zweifel, daß das Verbleiben der für die Richtungskörper bestimmten Elemente im Ei die normale Entwicklung nicht im mindesten beeinträchtigt, so daß die Bedeutung der Richtungskörper nicht in der Beseitigung eines, sei es quantitativ, sei es qualitativ, unbrauchbaren oder hinderlichen Teiles der chromatischen Kernsubstanz gesehen werden kann.

Worauf ich hier aber ganz besonders aufmerksam machen möchte, das ist die Wichtigkeit dieser abnormen Eier für die Frage nach den Bedingungen der Konstanz in der Zahl der Elemente einer bestimmten Zellenart, sowie nach den Schicksalen der chromatischen Elemente im ruhenden Kern. Die normalen Verhältnisse lehren uns zwar, daß in einer bestimmten Zellenart bei jeder karyokinetischen Teilung stets die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, aber diese Zahlenkonstanz an sich läßt noch verschiedene Möglichkeiten zu, durch die man dieselbe sich verursacht denken könnte. Erst die beschriebenen Eier mit überzähligen Kernelementen gewähren uns eine tiefere Einsicht in diese Zahlenbeziehungen. Nachdem wir durch dieselben erfahren haben, daß die für das befruchtete Ei von Ascaris megalocephala typische Vierzahl nur dann auftritt, wenn die Zelle bei ihrer Entstehung vier Elemente in sich aufgenommen hat, während jedes der Zelle über diese Zahl hinaus zugeteilte Element auch bei der nächsten Teilung eine entsprechende Vermehrung der Elementzahl zur Folge hat, dürfen wir den Satz aufstellen, daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chro-

matischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen erhält wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat.

Die erkannte Abhängigkeit der Elementzahl eines zur Teilung sich anschickenden Kerns von der Zahl, die in die Bildung dieses Kerns eingegangen ist, bildet eine wichtige Ergänzung zu den im VI. Abschnitt aus dem Studium der Blastomerenkerne gezogenen Folgerungen, indem sie von einer ganz anderen Seite her gleichfalls zu der Annahme hindrängt, daß die chromatischen Elemente während der Dauer des ruhenden Kerns als selbständige Gebilde bestehen bleiben.

Von den beschriebenen abnormen Eiern erfordert nun die Fig. 89 noch eine besondere Betrachtung, in Hinblick nämlich auf die Vermutung van Beneden's (pag. 343), daß die Tochterelemente im Ei von Ascaris megalocephala zuweilen durch eine zweite Längsspaltung verdoppelt werden, wie eine solche Verdoppelung bekanntlich von Flemming für die Spermatocyten von Salamandra als ein ganz reguläres Vorkommnis nachgewiesen worden ist. Ich bin der Überzeugung, daß van Beneden seine Annahme aus abnormen Eiern geschöpft hat, wie ein solches in meiner Fig. 89 gezeichnet ist. Daß in meinen Präparaten, soweit ich dieselben studiert habe, eine Längsspaltung der Tochterelemente nirgends besteht, dessen bin ich sicher; daß dieselbe ausnahmsweise als pathologische Erscheinung vorkommen könnte, läßt sich natürlich nicht in Abrede stellen, müßte aber jedenfalls ganz streng bewiesen werden. Und diesen Beweis hat van Beneden, wie er ja selbst hervorhebt, nicht erbracht. Seine Vermutung gründet sich vielmehr einerseits darauf, daß er in den Tochterplatten öfter anstatt 8 Enden, wie zu erwarten wäre, deren mehr (16 oder nahezu 16) zählen oder schätzen konnte, sodann darauf, daß auf einem gewissen Stadium des Auseinanderweichens der Tochterplatten die gegen den Äquator abbiegenden Enden viel schlanker gefunden werden als vorher. Diese beiden Momente können jedoch, so wenig wie der hervorgehobene Parallelismus der Enden, genügen, um eine Längsspaltung der Tochterelemente wahrscheinlich zu

machen. Denn die allmähliche Verdünnung der Schleifenenden tritt, wie ich im V. Abschnitt gezeigt habe, stets auf, wenn zwei Schwesterschleifen lange miteinander in Verbindung bleiben, sie ist die Folge einer Dehnung; und eine die Achtzahl überschreitende Zahl von Schleifenenden kann auch dadurch verursacht sein, daß schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wie dies für meine Fig. 89 der Fall ist. In der That hat dieses Bild mit Fig. 8 (Taf. XIX^{ter}) bei van Beneden große Ähnlichkeit. Beide Figuren lassen auf der dem Beschauer zugekehrten Seite der Kerntonne acht Enden zählen, so daß, wo die Zählung der übrigen nicht vorgenommen wird, der Verdacht auf 16 oder nahezu 16 begründet erscheint. Um zu entscheiden, ob hier eine Vermehrung der Tochterelemente durch Längsspaltung stattgefunden hat, oder ob schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, dazu wäre es unerläßlich, das Ei so lange zu drehen, bis man die Tochterplatten in der Flächenansicht vor sich hat. Einmal ist es nur bei dieser Lage möglich, die Zahl der Elemente mit Sicherheit zu bestimmen, und zweitens würde es sich ja, selbst wenn wirklich acht Tochterschleifen jederseits vorhanden wären, vor allem noch darum handeln, die gegenseitige Gruppierung derselben festzustellen, was gleichfalls nur bei der Betrachtung von der Fläche ausgeführt werden kann. van Beneden hat für jene Fälle, für die er eine zweite Längsspaltung vermutet, weder die Zahl der Elemente, noch deren Stellung zu einander ermittelt, und somit ist die Vermutung, daß von Anfang an mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wohl begründet. Daß ich die van Beneden'schen Bilder (Fig. 8 und 9, Taf. XIX^{ter}) gerade auf die von mir beschriebenen Fälle abnormer Richtungskörperbildung zurückführen möchte, das hat vor allem seinen Grund in der Häufigkeit, in der ich diesen abnormen Entwicklungsgang in meinen Präparaten vorfinde. Ich halte es demgemäß für wahrscheinlich, es möchte derselbe überhaupt nicht selten sein, um so mehr, als auch Carnoy (4) und Zacharias (9), der erstere in Fig. 39 (Taf. II), der letztere in Fig. 12 (Taf. IX) Abbildungen geben, die, wie ich schon im XXI. Bande dieser Zeitschrift ausgesprochen habe, nur in diesem Sinne erklärt werden können. van Beneden selbst zeichnet in Fig. 3 (Taf. XIX^{ter}) einen zweiten (vielleicht einzigen) Richtungskörper mit vier Elementen, und von seinen Fig. 8 und 9 dieser Tafel, welche mehr als acht Enden in den Tochterplatten enthalten, läßt die letztere im Richtungskörper mehr als zwei Elemente erkennen (es sind drei gezeichnet), während in Fig. 8

kein Richtungskörper eingezeichnet ist. Also steht auch in dieser Hinsicht meiner Deutung kein Hindernis im Wege.

Zum Schluß haben wir noch einige Eier zu betrachten, in denen die Zahl der Centrosomen und damit die Zahl der Archoplasmakugeln mehr als zwei beträgt. Fig. 85 stellt ein Ei mit drei Centrosomen dar, Fig. 86 ein sich daraus ableitendes abnormes Furchungsstadium, Fig. 93 ein Ei mit vier Zentralkörperchen. Es sind dies, wie ich nebenbei erwähnen möchte, außer einem vierten, nicht gezeichneten Ei, die einzigen Fälle, in denen ich (bei Ascaris megalocephala) die normale Zweizahl der Pole überschritten fand. Wie die abnorme Zahl in den genannten Eiern zustande gekommen ist, darüber wären nur Vermutungen möglich, die um so unbestimmter sein müßten, als ja schon die Herkunft der zwei normalen Zentralkörperchen nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnte. Nur so viel glaube ich behaupten zu dürfen, daß die über das Normale hinausgehende Zahl nicht etwa darauf zurückgeführt werden kann, daß mehr als ein Spermatozoon eingedrungen ist. Denn Polyspermie müßte ohne Zweifel zu einer Vermehrung der chromatischen Snbstanz um zwei Elemente für je ein Spermatozoon führen, während in den Eiern der Fig. 85 und 93, in denen eine Zählung möglich ist, nur, wie gewöhnlich, vier Elemente vorhanden sind, die sich überdies in keiner Weise von denen normaler Eier unterscheiden lassen.

Bieten demnach die in Rede stehenden Eier kein Interesse für die Abstammung der Centrosomen, so vermögen sie doch über die Beziehungen dieser Körperchen zur Kern- und Zellteilung einige Aufschlüsse zu gewähren.

Das Ei der Fig. 85 zeigt eine normale zweipolige Furchungsspindel mit fast fertiger Äquatorialplatte, die, wie erwähnt, aus vier chromatischen Elementen gebildet ist. Außer dieser Teilungsfigur enthält das Ei noch eine dritte, etwa gleich mächtige Archoplasmasonne mit deutlichem Zentralkörperchen, die aber zu den chromatischen Elementen in gar keiner Beziehung steht und demgemäß nach allen Richtungen gleichartig, d. h. nach Art der Polradien entwickelt ist. Warum diese Kugel wohl an der karyokinetischen Figur keinen Anteil genommen hat und daß sie einen solchen nicht mehr gewinnen wird, das wird sich bei der Besprechung der Fig. 93 ergeben.

Nur darauf mag schon hier hingewiesen werden, wie klar aus unserem Ei wieder einmal hervorgeht, daß der Einfluß, den die Pole auf die Stellung der Schleifen ausüben, nicht durch eine Fernewirkung verursacht sein kann, sondern ausschließlich durch die an die Elemente herantretenden Archoplasmafibrillen vermittelt wird. Das links gelegene Centrosoma, das eine solche Verbindung nicht erreicht hat, ist ohne jede Einwirkung auf die zwischen den beiden anderen Zentralkörperchen zu einer Äquatorialplatte angeordneten chromatischen Elemente geblieben.

Was der Fig. 85 vor allem Wichtigkeit verleiht, das ist das zugehörige Folgestadium; denn ein solches haben wir ohne Zweifel in Fig. 86 vor uns. Hier sehen wir drei Furchungszellen, zwei größere und eine kleinere, die schon durch die Art, wie sie ineinander gefügt sind, erkennen lassen, daß sie durch eine simultane Dreiteilung des Eies entstanden sind. Die zwei größeren Zellen enthalten die charakteristischen ruhenden Blastomerenkerne, die in der zwischen Schwesterzellen üblichen Weise zu einander orientiert sind, die kleinere zeigt keine Spur eines Kerns. Dagegen besitzt sie, wie jene beiden, eine unzweifelhafte Archoplasmakugel mit Centrosoma. Die nach diesen, teils positiven, teils negativen Merkmalen schon sehr unwahrscheinliche Vermutung, es könne sich in dieser Zelle um einen abnorm großen zweiten Richtungskörper handeln, wird durch das Vorhandensein eines ganz typischen solchen Körperchens ausgeschlossen.

Bleibt demnach keine andere Möglichkeit als die, das Ei der Fig. 86 auf ein solches zurückzuführen, wie Fig. 85 es zeigt, so leitet es sich aus diesem in der Weise ab, daß sich, nach erfolgter Teilung und Trennung der chromatischen Elemente, nicht nur zwischen den beiden Polkörperchen der Spindel, sondern auch zwischen einem jeden von diesen und dem an der karyokinetischen Figur nicht beteiligten Centrosoma eine Scheidung des Zellkörpers vermittelst Zellplatte und Einschnürung vollzogen hat. Daraus ergibt sich also eine vollkommene Unabhängigkeit der Zellteilung vom Kern; auch zwei Archoplasmakugeln, die nicht durch chromatische Elemente miteinander in Verbindung gestanden haben, besitzen die Fähigkeit, auf einem gewissen Stadium zur Bildung einer trennenden Scheidewand zwischen ihren Zentren Veranlassung zu geben; nicht die entstehenden Tochterkerne sind die dynamischen Mittelpunkte, welche den Zellkörper in einzelne Territorien zerlegen, sondern die Centrosomen, gleich-

viel, ob sich dieselben einen Teil des Mutterkerns erobert haben oder nicht.

Was aus der kernlosen Furchungszelle der Fig. 86 weiterhin wird, das habe ich nicht mit voller Sicherheit ermitteln können. Wohl aber habe ich zwei Eier späterer Stadien zu Gesicht bekommen, in denen dem kleinzelligen Furchungsmaterial noch ein größeres kernloses Stück einseitig angelagert war, ein Verhalten, das ich mir nicht anders als durch die Annahme zu erklären vermag, daß in diesen Eiern Folgezustände des durch Fig. 85 und 86 repräsentierten abnormen Entwicklungsganges zu erkennen sind. Da nun in diesen beiden Fällen das vorhandene kernlose Fragment 1) einfach ist und 2) einen entschieden degenerierten Eindruck macht, so würde sich, vorausgesetzt, daß diese Fälle wirklich in der erwähnten Weise zu deuten sind, für die kernlose Furchungszelle der Fig. 86 ergeben, daß sich dieselbe nicht weiter zu teilen vermag, sondern nach einiger Zeit abstirbt, worauf wohl ihre Substanz als Nährmaterial für die übrigen Furchungszellen Verwendung findet.

Wenden wir uns endlich zu dem in Fig. 93 abgebildeten Ei, so ist für dieses das Vorhandensein von vier Centrosomen hervorzuheben, die, nahezu in einer Ebene gelegen, zu einem ziemlich regelmäßigen Viereck angeordnet sind. Die Archoplasmaansammlung, die ein jedes dieser Zentren umgibt, ist im Zustand der fädigen Radien, und einige von diesen Fibrillen sind bereits mit den in der typischen Vierzahl vorhandenen chromatischen Elementen in Verbindung getreten: die Spindelbildung ist im Gang.

Solche mehrpolige Figuren sind ja etwas Allbekanntes und somit ist an unserem Ei nichts prinzipiell Neues zu sehen. Allein es scheint mir, daß über diese kombinierten Spindelfiguren manches nicht Unwichtige zu sagen wäre, was noch nicht ausgesprochen worden ist, und so mag Fig. 93 hiezu den konkreten Anlaß geben. Das Ascariden-Ei mit seinen günstigen Untersuchungsbedingungen vermag uns zudem über einen oder den anderen Punkt genaueren Aufschluß zu gewähren als wohl die meisten anderen Zellen.

Die vier Pole des Tetrasters sind mit den Buchstaben *a*—*d*, die chromatischen Elemente mit den Ziffern I—IV bezeichnet. Die Schleife I ist durch Archoplasmafibrillen mit den Zentren *a* und *b*, II mit *b* und *c* verbunden, die Elemente III und IV stehen beide mit den Polen *b* und *d* in Verbindung. Was hieran auffällt, das ist der Umstand, daß jedes chromatische Element nur zu zwei

Polen in Beziehung getreten ist, ohne daß dieses Verhalten in der gegenseitigen Lage der Centrosomen und Schleifen seine Erklärung finden kann, und ohne daß die geringste Aussicht besteht, es könnten die beiden unbeteiligten Pole noch nachträglich eine Verbindung eingehen. Denn es sind durchaus nicht immer die zwei nächstgelegenen Zentralkörperchen, deren Fibrillen sich an eine Schleife anheften, vielmehr sehen wir z. B. das Element IV mit dem Pol *b* in Verbindung, obgleich dieser etwa doppelt so weit von der genannten Schleife entfernt ist als der Pol *c*, von dem kein einziges Fädchen an dieses Element festgeheftet ist.

Wir dürfen also aus der konstatierten Anordnung schließen, daß jede Schleife überhaupt nicht mit mehr als mit zwei Centrosomen in Verbindung treten kann, und dieser Schluß findet seine volle Bestätigung in den zahlreichen sonst bekannten mehrpoligen Figuren, in denen wir jede Schleife als Bestandteil einer zwischen je zwei Polen entwickelten Äquatorialplatte antreffen, was eben nichts anderes heißt, als daß diese Schleife nur mit diesen zwei Polen in Beziehung steht.

Es führt uns dies wieder auf die im V. Abschnitt aufgeworfene Frage zurück, nach welchen Gesetzen denn die Verbindung der chromatischen Elemente mit den normalen zwei Centrosomen geregelt wird. Ich habe dort auseinandergesetzt, daß die Erscheinungen der regulären Karyokinese die Annahme gewisser Einrichtungen erfordern, welche die Anheftung der Archoplasmafibrillen an die Kernelemente nur in ganz bestimmter Weise erlauben, und ich glaubte diese Einrichtungen in folgenden Sätzen ausdrücken zu können:

1) Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2) Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3) Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Diese drei Sätze können nun in gleicher Weise auf die mehrpoligen Figuren Anwendung finden, und nur der dritte ist jetzt allgemeiner so auszudrücken, daß eine von einem Pol bereits besetzte Seite eines Elements überhaupt keinem der sonst noch vorhandenen Pole mehr zugänglich ist.

Bei der Besprechung der normalen Spindeln habe ich hervorgehoben, daß das Zustandekommen dieser zweipoligen Figuren anstatt durch die aufgeführten Einrichtungen in einfacherer Weise durch die Annahme erklärt werden könne, es habe jedes der beiden im Mutterelement vorbereiteten Tochterelemente eine gewisse Affinität zu einem der beiden Centrosomen, so daß es von vornherein für dieses bestimmt sei; und auch bei den mehrpoligen Figuren könnte die Thatsache, daß jedes chromatische Element nur mit zwei Centrosomen in Verbindung tritt, zunächst zu der Vermutung verleiten, es seien für jede Schleife zwei bestimmte Pole, welche allein ihre Fädchen an dieselbe anheften können.

Um diese Frage zur Entscheidung zu bringen, ist es notwendig, die Verteilung der chromatischen Elemente in den mehrpoligen Figuren etwas genauer ins Auge zu fassen. In Fig. 93 sehen wir den Pol *b* mit allen vier Schleifen in Verbindung gebracht, von dem Pol *d* sind Fädchen an zwei Schleifen herangetreten, die Pole *a* und *c* sind mit je einer Schleife verbunden. Daraus ergeben sich nach Fertigstellung der Figur drei Spindeln, die alle den Pol *b* gemeinsam haben und von denen die Spindel *bd* zwei, die Spindeln *ba* und *bc* je ein Element enthalten. In dieser Anordnung ist nicht die geringste Gesetzmäßigkeit zu erkennen, und eine Vergleichung mit anderen Abbildungen mehrpoliger Figuren lehrt, daß, bei der gleichen Zahl von Polen, sowohl die Zahl und Gruppierung der zwischen denselben entwickelten Spindeln, als auch die Zahlenverhältnisse der in den einzelnen Spindeln enthaltenen chromatischen Elemente innerhalb selbstverständlicher Grenzen vollkommen variable sind.

Während nun nach der Konstitution einzelner von diesen Figuren die oben erwähnte Erklärungsweise, wonach jede Seite einer Schleife nur mit Polen von bestimmter Qualität in Beziehung treten könne, zulässig erscheint, wird eine solche Annahme, wie ich glaube, durch andere Figuren vollkommen ausgeschlossen.

Stellt man sich nämlich, um die normalen zweipoligen Spindeln zu erklären, vor, daß die beiden Centrosomen in gewisser Hinsicht entgegengesetzte Eigenschaften besitzen und daß ein dieser Polarität entsprechender Gegensatz auch zwischen den in einem Mutterelement vorbereiteten Tochterelementen bestehe, so zwar, daß jedes von diesen nur mit einem bestimmten Pol verbunden werden könne, so muß man schon für die dreipoligen Figuren zugeben, daß unter den hier vorhandenen Centrosomen zwei von

der gleichen Art sind. Und daraus ergeben sich Folgerungen, welche mit der Konstitution vieler mehrpoliger Teilungsfiguren in Widerspruch stehen. Wenn wir z. B. in einer Zelle vier als Ecken eines Quadrats zu einander orientierte Centrosomen haben, und diese stehen, den Seiten des Quadrats entsprechend, durch vier Spindeln miteinander in Verbindung, so ist dies unter den gemachten Voraussetzungen nur dann möglich, wenn die Zentralkörperchen je zweier einander opponierter Ecken untereinander gleich und zu denen der beiden anderen Ecken entgegengesetzt polarisiert sind. Denn nur unter dieser Annahme besitzt jede der vier Spindeln Pole ungleicher Art. Nun sehen wir aber häufig, daß in solchen Figuren nicht nur den vier Seiten des Quadrats entsprechend Spindeln entwickelt sind, sondern auch in diagonaler Richtung [1]), und dies wären dann Spindeln mit gleichartigen Polen, die unter den aufgestellten Voraussetzungen nicht vorkommen dürften. Das Gleiche gilt für die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln [2]).

Solche und ähnliche Anordnungen scheinen es mir außer Zweifel zu stellen, daß zunächst jeder der vorhandenen Pole die Fähigkeit besitzt, mit jeder Seite eines jeden chromatischen Elements eine Verbindung einzugehen, und daß das Resultat, wonach jedes Element nur mit zwei an entgegengesetzte Seiten herantretenden Archoplasma-

---

1) Derartige Figuren finden sich bei O. u. R. Hertwig (Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang etc. Jena 1887) in Fig. 3 und 5 (Tafel III).

2) Es mag hier nebenbei noch eine andere Frage berührt werden, die durch derartige Figuren ihre Erledigung findet. Man hat sehr häufig, wenn auch mit aller Reserve, die karyokinetischen Linien mit den zwischen elektrischen Polen bestehenden Kraftlinien verglichen, und in der That ist ja die Ähnlichkeit oft eine sehr große. Ganz abgesehen nun davon, daß die Entwicklung der karyokinetischen Figur meines Erachtens dazu zwingt, diesen Vergleich nicht über einen rein oberflächlichen zu erheben, vermögen auch ohne weiteres die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln die Unmöglichkeit einer übereinstimmenden Erklärung beider Liniensysteme darzuthun. Denn die karyokinetischen Linien entsprechen in ihrem Verlauf den Kraftlinien einander anziehender Punkte, es müßte also der eine Pol positiv, der andere negativ sein. Bestehen nun drei Pole, so müßten zwei davon gleichnamig sein; zwischen diesen wären also Kraftlinien, wie sie in den Spindelfasern zum Ausdruck kämen, unmöglich, während thatsächlich in diesen Figuren meistens alle drei Pole paarweise durch Spindeln miteinander in Verbindung stehen.

systemen verbunden ist, durch die schon im V. Abschnitt aufgestellten drei Gesetze erklärt werden muß.

Diese gestatten wenigstens, von den außerordentlichen Variationen in der Konstitution mehrpoliger Teilungsfiguren in einfachster Weise Rechenschaft zu geben. Während die in den 3 Sätzen ausgesprochenen Einrichtungen vollkommen genügen, um bei Anwesenheit nur zweier Pole stets das gleiche Resultat zu sichern, lassen sie, sobald mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, eine mit deren Zahl sich immer mehr steigernde Mannigfaltigkeit der Anordnung zu, indem es ja nun noch darauf ankommt, welcher Pol bei der Besetzung einer Elementseite den übrigen (soweit diese nicht schon durch Verbindung mit der Schwesterseite konkurrenzunfähig geworden sind) zuvorkommt. Bei einem solchen zeitlichen Wettstreit müssen rein zufällige, in jedem Fall wieder anders sich gestaltende Verhältnisse den Ausschlag geben; die Konstitution einer mehrpoligen Teilungsfigur ist also Sache des Zufalls.

Um nur einige Beispiele anzuführen, so kann bei Vorhandensein dreier Centrosomen entweder eine Spindel (Fig. 85) oder es können zwei mit einem gemeinsamen Pol, oder drei Spindeln mit paarweise gemeinsamen Polen bestehen, bei Anwesenheit von vier Zentralkörperchen kann die Zahl der Spindeln zwischen eins und sechs variieren. Selbstverständlich ist diese Zahl auch von der Zahl der vorhandenen chromatischen Elemente abhängig; im Ei von Ascaris megalocephala mit seinen vier Schleifen kann die vierpolige Figur höchstens vier Spindeln enthalten.

Aus den angeführten Variationen folgt sofort, daß bei mehrpoligen Teilungsfiguren sowohl die Zahl als auch die Chromatinmenge der entstehenden Tochterkerne eine sehr wechselnde ist. In Fig. 93 werden vier Tochterkerne entstehen, von denen der dem Centrosoma *b* zugehörige aus vier, der zu *d* gehörige aus zwei Tochterelementen sich aufbauen wird, während die beiden übrigen Kerne aus je einem Element ihre Entstehung nehmen werden [1]). Die Zahl der Tochterkerne ist demnach identisch mit

1) Ich habe ein einziges, an eine der Fig. 93 ähnliche Figur sich anschließendes abnormes Furchungsstadium gesehen, das mir aber, ehe ich es gezeichnet hatte, verloren ging. Es waren vier ziemlich gleich große Furchungszellen vorhanden, die durch die gegenseitige Stellung ihrer Kerne erkennen ließen, daß sie durch eine direkte Vierteilung des Eies entstanden waren. Die Kerne waren sämtlich kleiner als die normaler Blastomeren, und nach ungefährer

der Zahl der Centrosomen, die an der Bildung von Spindeln beteiligt sind, die Zahl der Elemente, welche einem bestimmten Kern zu teil werden, gleich der Zahl der Mutterelemente, mit denen das zugehörige Centrosoma in Verbindung getreten war. Da nun in den mehrpoligen Figuren die Kombination der Zentralkörperchen zu Spindeln und die Zahl der Elemente in diesen vom Zufall abhängig sind, so ist auch die Zahl, Größe und — falls wir den einzelnen chromatischen Elementen verschiedene Qualitäten zuerkennen müssen — auch die Qualität der entstehenden Tochterkerne vom Zufall bestimmt.

Die Karyokinese, die bei Anwesenheit zweier Pole ein Mechanismus von nahezu idealer Vollkommenheit ist, um einen Kern in zwei quantitativ und qualitativ identische Tochterkerne zu zerlegen, sie verkehrt diese Vorzüge gerade in das Gegenteil, sobald eine größere Zahl von Centrosomen in Wirksamkeit tritt; und ein viel roherer Prozeß könnte eher imstande sein, bei einer simultanen Mehrteilung des Kerns gleiche Tochterkerne herzustellen, als die so sorgfältig arbeitende Karyokinese.

Es ist nicht ohne Interesse, darauf hinzuweisen, daß die mehrpoligen Teilungsfiguren in den Tochterzellen nicht abnorme Zustände der Archoplasmakugeln und Centrosomen, sondern *abnorme Kerne* bedingen, nämlich Kerne, deren Elementzahl von der regulären bis Null wechseln kann, in welch letzterem Fall die Zelle eben überhaupt keinen Kern besitzt (wie in Fig. 86). In dem Ei der Fig. 93 sind die Kernverhältnisse ohne Zweifel normale, es bestehen vier Schleifen, die ganz mit denen anderer Eier übereinstimmen. Nur die achromatische Figur ist pathologisch, indem sie, anstatt zwei, vier Pole aufweist. In den vier Tochterzellen umgekehrt, die aus diesem Ei entstehen werden, werden Archoplasma und Centrosomen ganz normal sein, dagegen die *Kerne* teilweise abnorm, indem nur einer aus vier Schleifen sich aufbauen wird, die anderen aus zwei und einer Schleife.

Es ergibt sich daraus, daß wohl die *Zellsubstanz* für eine simultane Mehrteilung eingerichtet ist, *nicht aber der Kern*, indem sich dieser den mehrpoligen Figuren nicht anzupassen vermag. Sollte bei Vorhandensein von mehr als zwei Polen eine reguläre Kernteilung erfolgen, so müßte jedes chromatische Element sich in so viele Tochterelemente spalten, als Pole bestehen, so daß jedes Centrosoma mit einem dieser Teilstücke in Verbindung treten

---

Schätzung ihrer Größe könnte einer aus drei, einer aus einem, zwei aus je zwei Elementen sich aufgebaut haben.

könnte. Darin, daß dies nicht der Fall ist, vielmehr die Kernsubstanz, ohne alle Rücksicht darauf, wie viele Tochterkerne — der Zahl der Pole nach — voraussichtlich entstehen werden, sich ganz so verhält, wie wenn nur zwei gebildet werden sollten, darin spricht sich der im Verlauf dieser Arbeit schon mehrmals betonte Dualismus der Kernteilungsphänomene von neuem in schlagender Weise aus.

Gerade in dieser Hinsicht verdient die Thatsache besondere Beachtung, daß in dem Ei der Fig. 93 ohne Zweifel zwei ganz normale Geschlechtskerne vorhanden waren.

Man könnte ja glauben — und es ist dies in der That auch ausgesprochen worden —, ein Kern teile sich dann in mehr als zwei Tochterkerne, wenn er außergewöhnlich groß und reich an chromatischer Kernsubstanz sei, es bestehe, mit anderen Worten, zwischen der Größe des Kerns und der Zahl der Pole eine bestimmte Korrelation. Besonders die von den Brüdern Hertwig [1]) experimentell erzeugten Fälle, wo durch Behandlung mit Chinin oder Choral die Teilung des Eies gehemmt war und dann am Kern, der inzwischen an Größe beträchtlich zugenommen hatte, vier Teilungszentren auftraten, scheinen zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen, wie dies auch von den genannten Forschern hervorgehoben worden ist (pag. 153): „Aus der Reihe der mitgeteilten Erscheinungen ist für uns das Wichtigste, daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in vier Stücke zu teilen.“

Im Gegensatz hiezu ist aus meiner Fig. 93, wo trotz einer ganz normalen Menge von Kernsubstanz doch direkte Vierteilung eintritt, zu folgern, daß die Menge der Kernsubstanz und die Zahl der Tochterkerne nicht in Beziehung zu einander stehen. Ich halte es nun für möglich, daß auch in dem Fall der Brüder Hertwig die bedeutende Substanzzunahme des Kerns und die darauf folgende Vierteilung nicht in ursächlichem Zusammenhang stehen, sondern nur zufällig zusammentreffen. Sobald wir nämlich, wie es wohl sicherlich gerechtfertigt ist, die bei Ascaris megalocephala gefundene Individualität der Centrosomen und deren Vermehrung durch Teilung auch für andere Zellen annehmen, läßt sich das

---

1) O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Resultat des Hertwig'schen Experiments in folgender Weise erklären: Durch die Einwirkung von Chinin und Chloral wird zwar der Einfluß der Centrosomen auf Protoplasma und Kern gelähmt; wie aber das Wachsthum der Kernsubstanz ungestört fortschreitet, so geht auch die Entwicklung der Centrosomen ungehindert ihren Gang, und so erleiden diese beiden Körperchen schon im ungefurchten Ei die Teilung, welche bei nicht aufgehobener Einwirkung derselben auf Kern und Protoplasma erst in den beiden Furchungszellen eintreten würde. So sind, wenn nach dem Erlöschen der Chinin- oder Chloralwirkung die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellenorganen wieder hergestellt sind, vier Zentralkörperchen vorhanden, die nun zur Bildung einer entsprechenden Teilungsfigur Veranlassung geben müssen.

Daß eine abnorm große Menge von Kernsubstanz nicht eine Vermehrung der Zahl der Tochterkerne zur Folge hat, das scheint mir auch durch die oben beschriebene Fig. 89 bewiesen zu werden, wo eine reguläre zweipolige Spindel sechs Kernelemente, bez. deren Tochterelemente, enthält. Obgleich hier so viel Kernsubstanz vorhanden ist, daß drei Tochterkerne mit der typischen Vierzahl von Elementen gebildet werden könnten, treten doch nur, wie gewöhnlich, deren zwei auf.

Wir haben also auf der einen Seite: Vierteilung des Kerns bei normaler Zahl (und Größe) der chromatischen Elemente, auf der anderen Seite: Zweiteilung bei einer um die Hälfte vermehrten Anzahl von Kernelementen, wonach mir der Schluß unabweisbar erscheint, daß zwischen der Menge der Kernsubstanz und der Zahl der Pole keinerlei Beziehungen obwalten. Der Kern, ob groß, ob klein, trifft unter allen Umständen die nämlichen Vorbereitungen zur Teilung, die in der Bildung isolierter chromatischer Elemente und deren Spaltung in zwei Hälften bestehen; zu wie viel neuen Kernen sich diese Tochterelemente gruppieren werden, ob sie alle wieder in einen einzigen Kern zusammenkommen, oder ob zwei, drei oder mehr Tochterkerne entstehen werden, darauf ist die Kernsubstanz ohne allen Einfluß. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Es mag zum Schluß noch einmal hervorgehoben werden, daß, nach all den angestellten Betrachtungen, die karyokinetischen Prozesse lediglich für eine Zweiteilung des Kerns geschaffen erscheinen, für welche sie ja in der That das, was wir als ihren Zweck ansehen müssen — nämlich die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden chromatischen Elements auf die beiden

zu bildenden Tochterzellen — in vollkommener Weise erfüllen. Bei allen mehrpoligen Figuren, bei denen die Zahl der Tochterkerne und die Quantität und Qualität ihrer Substanz vom Zufall abhängig ist, wird der Zweck der Karyokinese verfehlt. Aus diesem Grunde müssen wohl alle mehrpoligen Teilungsfiguren als pathologische bezeichnet werden, und wenn dieselben doch in einer Entwicklung als normal vorkommen sollten, so müssen entweder die Kernelemente in der oben genannten Weise dieser Mehrpoligkeit angepaßt sein, oder es muß sich um die Bildung von Kernen handeln, für die die Menge und Qualität der Kernsubstanz gleichgültig ist.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit bereits längere Zeit fertiggestellt war, ist die stattliche Reihe der in kurzer Frist über das Ei von Ascaris megalocephala veröffentlichten Schriften abermals um eine vermehrt worden. Es ist dies die durch eine vorläufige Mitteilung (22) bereits in Aussicht gestellte ausführliche Abhandlung von KULTSCHITZKY [1]).

Als neu in derselben ist anzuführen: 1) der von KULTSCHITZKY zum erstenmal gelieferte Nachweis, daß sowohl Ei- und Spermakern, als auch die Blastomerenkerne achromatische Kernkörperchen enthalten, 2) die Beobachtung, daß die Knäuelfäden eines jeden Kerns vor Ausbildung der Teilungsfigur zu einem dichten Klumpen („Endknäuel“) zusammengeballt werden (entsprechend meinen Fig. 25, Taf. XIX, und 77, Taf. XXII), 3) endlich die Angabe, daß sich während der Eireifung von dem zu amöboiden Fortsätzen ausgezogenen Protoplasmakörper des Spermatozoons Teilchen loslösen und als isolierte Körnchen eine Zeit lang im Eiprotoplasma nachgewiesen werden können, ein Verhalten, dem ich jedoch nach eigenen Erfahrungen eine allgemeine Gültigkeit nicht zuerkennen kann.

Abgesehen von den angeführten Punkten, bringt die in Rede stehende Abhandlung nichts, was nicht schon, sorgfältiger untersucht, genauer gezeichnet und ausführlicher beschrieben, in den Arbeiten früherer Autoren enthalten wäre, und somit liegt die Bedeutung der Untersuchungen KULTSCHITZKY'S wesentlich darin, daß gewisse zum Teil bestrittene Angaben einzelner Vorgänger von einem unbeeinflußten Beobachter bestätigt werden. Eine solche Stellung nimmt die Abhandlung speziell zu meinen eigenen Ar-

---

1) KULTSCHITZKY, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI.

beiten ein, indem der russische Autor sowohl meine Mitteilungen (10) über die beiden Archoplasmakugeln (soweit seine allerdings spärlichen und durch Zeichnungen nicht illustrierten Angaben reichen) bestätigt, als auch in bezug auf die Bildung der Richtungskörper mit meiner ausführlichen Darstellung (16) vollkommen übereinstimmt, wenigstens in seinen Zeichnungen, wogegen er allerdings in der Auslegung dieser Befunde viel wesentlicher, als es in seiner Beschreibung hervortritt, von meiner Darstellung abweicht. Ich sehe mich deshalb veranlaßt, auf diese Verhältnisse mit einigen Worten einzugehen.

Unter den Bildern, die Kultschitzky von der Bildung der Richtungskörper gibt, ist kein einziges, das nicht in allem Wesentlichen mit einer der von mir gezeichneten Figuren identisch wäre. So hat er besonders die von mir zuerst beschriebenen wichtigen Chromatinbrücken zwischen den Unterabteilungen der zwei vorhandenen Chromatinkörper in ganz der gleichen Weise nachweisen können, und speziell jene beiden Figuren, auf welche er seine von der meinigen abweichende Darstellung gründet (Fig. 1 u. 2, Taf. XXIX), nehmen sich fast wie Kopien meiner in Fig. 15 gezeichneten Abbildungen aus.

Die Berichtigung nun, die Kultschitzky meinen Resultaten zu geben für nötig findet, besteht in Folgendem: 1) behauptet er, in der ersten Richtungsspindel seien zunächst vier paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden, die sich hier in je zwei Hälften — eine für den Richtungskörper, eine für das Ei — spalten, während ich selbst, im Einklang mit Carnoy, Zacharias und van Gehuchten, schon im Keimbläschen jede Chromatingruppe als aus vier Stäbchen zusammengesetzt nachgewiesen habe; 2) glaubt er, daß nur nach seinen Resultaten die Bildung der Richtungskörper als Karyokinese bezeichnet werden könne.

Betrachten wir zunächst den zweiten Punkt. Kultschitzky stimmt darin mit mir überein, daß er als Kennzeichen der Karyokinese die Teilung (Längsteilung) der chromatischen Elemente und die Wanderung der beiden Hälften zu entgegengesetzten Polen betrachtet. Indem er nun in der ersten Richtungsspindel vier Stäbchen beschreibt, die erst, nachdem sie zur Äquatorialplatte angeordnet sind, eine Längsspaltung erleiden sollen, erhält zwar der Bildungsvorgang des ersten Richtungskörpers entschieden den Charakter der Karyokinese, allein durchaus nicht in höherem Maße als durch meine Darstellung. Denn es ist bekanntlich nicht nötig, ja nicht einmal häufig, daß die Spaltung eines Elements

erst in der fertig ausgebildeten Spindel erfolgt, sondern gewöhnlich finden wir schon in dem noch völlig intakten Kernbläschen jedes Element aus parallelen Schwesterfäden zusammengesetzt — und nichts anderes habe ich für das Keimbläschen von Ascaris meg. beschrieben. Leistet also KULTSCHITZKY's Annahme nicht im mindesten mehr als meine Betrachtungsweise, so stellen sich derselben umgekehrt schon bei der Erklärung der ersten Richtungsfigur erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Denn die paarweise Verbindung je zweier der vier von KULTSCHITZKY angenommenen Elemente durch Chromatinbrücken, also das in seinen Figuren 1 und 2 dargestellte Verhalten, das für meine Auffassung des Vorganges eine wesentliche Stütze bildet, ist für seine Erklärungsweise ein völliges Rätsel und wird demgemäß, seiner Bedeutung nach, von ihm vollständig ignoriert. Wollte man aber auch hiervon absehen, so ist doch so viel sicher, daß sich KULTSCHITZKY durch seine Annahme jegliche Möglichkeit entzieht, die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Karyokinese aufrecht zu erhalten. Denn für ihn bestehen in der zweiten Richtungsspindel von Anfang an vier Elemente, von denen einfach zwei ausgestoßen werden, zwei im Ei verbleiben; die von ihm selbst geforderte Teilung der Elemente würde vollkommen fehlen und somit ein Vorgang gegeben sein, den WEISMANN als „Reduktionsteilung“ bezeichnet und den dieser Forscher gerade für die Bildung des zweiten Richtungskörpers postuliert. Nicht nur also, daß der russische Autor sich irrt, wenn er glaubt, nur seine Darstellung könne dem Vorgang den Charakter der Karyokinese wahren, führt im Gegenteil gerade seine Betrachtungsweise zu der Konsequenz, daß wenigstens der Bildung des zweiten Richtungskörpers die wesentlichen Merkmale der karyokinetischen Teilung abgesprochen werden müssen. Vielmehr besteht die einzige Möglichkeit, die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala unter die typischen karyokinetischen Phänomene einzureihen, in der von mir aufgestellten und, wie ich glaube, aufs beste begründeten Anschauung, wonach im Keimbläschen dieses Eies (Typus CARNOY) zwei chromatische Elemente enthalten sind, die in der ersten Richtungsspindel regelrecht halbiert werden, worauf die zwei im Ei verbleibenden Tochterelemente eine gleiche Halbierung in der zweiten Richtungsspindel erfahren. Eine besondere Stellung nimmt der Vorgang nur dadurch ein, daß in den primären Tochterelementen, noch ehe dieselben von ihren Schwesterhälften getrennt sind, bereits die nächste Teilung vorbereitet ist, eine Besonderheit, die durch das Fehlen der Kern-

rekonstruktion zwischen den beiden Teilungen möglich wird und die darin in einfachster Weise ihre Erklärung findet. Die Vierteiligkeit von je zwei chromatischen Elementen, das ist demnach der Punkt, dessen Bejahung den Prozeß ohne weiteres als Karyokinese stempelt, dessen Verneinung ihm diesen Charakter unrettbar entzieht; und ich glaube dies wohl am schärfsten zum Ausdruck bringen zu können, wenn ich behaupte, daß von allen Autoren, welche die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala studiert, und auch von jenen, welche diesen Vorgang als Karyokinese bezeichnet haben, ich allein den Anspruch erheben kann, den Prozeß an die sonst überall nachgewiesenen karyokinetischen Erscheinungen angeschlossen und in prinzipielle Übereinstimmung damit gebracht zu haben. Wer die von mir beschriebene Struktur und Verlaufsweise in Abrede stellt oder als irrtümlich nachzuweisen vermag, der muß zugleich der Bildung, sei es nur des einen, sei es beider Richtungskörper die Merkmale der typischen Karyokinese nehmen.

Der Darstellung von Kultschitzky ist dies nicht gelungen.

Den übereinstimmenden, durch die klarsten Zeichnungen erhärteten Angaben von Carnoy, Zacharias, von mir und van Gehuchten, daß schon im Keimbläschen in jeder der beiden Chromatingruppen vier Stäbchen enthalten sind und daß diese Struktur ohne Veränderung in die erste Richtungsspindel übergeht, vermag er nur den Satz gegenüberzustellen, daß die Bilder, die er von diesem Stadium beobachten konnte, zu unklar und unkonstant sind, als daß er ihnen eine bestimmte Bedeutung beilegen könne, und seine Behauptung, daß in der ersten Richtungsspindel zunächst nur vier paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden seien, gründet er auf ein Bild (Fig. 1 und 2, Taf. XXIX), welches nicht die mindeste Beweiskraft besitzt, wie wohl am besten daraus hervorgeht, daß ganz identische Bilder (Fig. 15 a, b, c, Taf. XIX) in meiner Arbeit (16) sich finden, Bilder, die dadurch entstehen, daß bei der Ansicht der ersten Richtungsspindel vom Pol zwei Stäbchen einer jeden Gruppe von den beiden anderen verdeckt werden.

Weit entfernt also, daß Kultschitzky imstande wäre, die Richtigkeit der speziell von mir über die Konstitution der beiden Chromatingruppen gemachten Angaben zn erschüttern, vermögen die Bilder, die er gibt, nicht einmal die geringste Wahrscheinlichkeit dafür zu erwecken, daß an seinen Präparaten irgend ein wesentlicher Punkt sich anders verhalte, als ich ihn geschildert habe.

Da jedoch jede gedruckte Behauptung, selbst wenn sie ohne alles Beweismaterial vorgetragen wird, eine gewisse Autorität besitzt und gerade in unserem Fall — nach den Erörterungen WEISMANN's — ein theoretisches Interesse vorhanden ist, daß der Vorgang vollkommen klar dasteht, so erlaube ich mir, den Wunsch auszusprechen, KULTSCHITZKY möge ein Ei, wie er es in Fig. 1 und 2 (Taf. XXIX) gezeichnet hat, so lange drehen, bis er die gezeichneten vier Stäbchen von ihren Enden erblickt, und das Bild mitteilen, das sich dann dem Beschauer darbietet.

Verzeichnis

der seit dem Jahre 1883 über das Ei von Ascaris megalocephala erschienenen Publikationen in chronologischer Reihenfolge.

1. A. SCHNEIDER, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.
2. M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. für mikr. Anat. Band 23. 1884.
3. E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig. 1883.
4. J. B. CARNOY, La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule t. II. fasc. I. 1886.
5. M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Band 26. 1886.
6. J. B. CARNOY, La segmentation chez les nématodes. La Cellule t. III. fasc. I. 1886.
7. TH. BOVERI, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Band II. Heft 3. 1886.
8. O. ZACHARIAS, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Zool. Anzeiger, X. Jahrg. Nr. 247. 28. März 1887.
9. O. ZACHARIAS, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Band 30. 1887.
10. TH. BOVERI, Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. der Gesellschaft f. Morph. u. Phys. in München. Band III. Heft 2. 1887.
11. VAN BENEDEN et NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire karyokinétique chez l'ascaris de cheval. Le Moniteur Belge. Nr. 232. 20. Aout 1887.
12. O. ZACHARIAS, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des tierischen Eies. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden 1887. pag. 249.

13. A. van Gehuchten, Observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Asc. meg. Tagebl. d. 60. Naturforscherversammlung zu Wiesbaden 1887, pag. 250.
14. E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Ac. royale de Belgique, III. série, t. XIV. 1887.
15. Th. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Asc. meg. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 22. 15. Oktober 1887.
16. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris meg. u. Asc. lumbr. Jena 1887.
17. A. van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 25. 25. Nov. 1887.
18. O. Zacharias, Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris meg. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 26. 1. Dez. 1887.
19. O. Zacharias, Über Abtötung und Färbung der Eier von Ascaris meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 1. 1. Jan. 1888.
20. O. Zacharias, Über Abweichungen vom Typus bei Konjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 18. Jan. 1888.
21. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'ascaride mégalocephale. Anat. Anz. III. Jahrg. (No. 4 u. 5. 1. Febr. 1888.
22. N. Kultschitzky, Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris meg. Sitzungsber. der k. preuß. Akad. d. Wiss. 1888 II.
23. A. van Gehuchten, L'alcool acétique comme fixateur des oeufs d'Asc. meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 8. 15. März 1888.
24. O. Zacharias, Einige Worte zur Richtigstellung in betreff des van Gehuchten'schen Aufsatzes in Nr. 8 d. Z. Anat. Anz. III. Jahrg. 15. April. 88.
25. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitzungsber. der Gesellschaft für Morph. u. Phys. in München. III. Band. Heft 3. 1887.
27. N. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXI.

Erklärung der Tafeln XIX—XXIII.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung der homogenen Immersion $\frac{1}{18}$ von Zeiß mit dem Prisma gezeichnet. Die Verschiedenheiten in der relativen Größe der einzelnen Figuren sind durch die Benützung verschiedener Oculare bedingt.

Tafel XIX.

Fig. 1 und 2. Freie Spermatozoën, welche die Zusammensetzung des Kerns aus zwei Hälften erkennen lassen.

Fig. 3—9. Spermatozoën in Eiern während der Bildung der Richtungskörper:

Fig. 3. zur Zeit der Entstehung der I. Richtungsspindel,

Fig. 4 u. 5. während der Bildung des I. Richtungskörpers,

Fig. 6—9. während der Bildung des II. Richtungskörpers.

Fig. 10—17. Ei- und Spermakern in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung. Die in b—d gegebenen Bilder stellen überall den in a. abgebildeten Eikern (bezw. die weiblichen Kernelemente) bei einer anderen Orientierung des Eies zum Auge des Beschauers oder bei anderer Einstellung vor.

Fig. 18 a. Ei- und Spermakern als vollständig ausgebildete ruhende Kerne; im Eikern machen sich die ersten Spuren der Knäuelbildung bemerkbar.

Fig. 18 b. Der in a. bei Oberflächeneinstellung gezeichnete Eikern im optischen Durchschnitt.

Fig. 19. Ei- oder Spermakern im Beginn der Knäuelphase. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 20. Die beiden Geschlechtskerne mit weiter entwickeltem Knäuel. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 21. Die Knäuelfäden haben die letzten Seitenästchen eingezogen und die scharfen Biegungen und Knickungen verloren. Von jedem Kern ist nur die dem Beschauer zugekehrte Hälfte gezeichnet.

Fig. 22. In jedem Kern bestehen zwei getrennte Knäuelfäden.

Fig. 23. Die zwei Fäden eines jeden Kerns verkürzt und verdickt.

Fig. 24 und 25. Verschiedene Bilder, wie sie der Kernauflösung vorhergehen.

Tafel XX.

Fig. 26—38. Die Strukturen der Zellsubstanz (Archoplasma und Centrosomen) von der Entstehung der Geschlechtskerne bis zu deren Auflösung.

Fig. 26—29. Eier, in denen die während der Bildung des zweiten Richtungskörpers um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne fortbesteht.

Fig. 29 zeigt in a. und b. das gleiche Ei bei verschiedener Orientierung.

Fig. 30—32. Eier, in denen sich nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers das Archoplasma durch den ganzen Zellkörper ausbreitet (Fig. 30) und sich dann allmählich wieder kontrahiert (Fig. 31 und 32).

Fig. 32. In der Archoplasmaansammlung ist ein einfaches Centrosoma sichtbar.

Fig. 33. Zwei Centrosomen, durch Teilung eines einzigen entstanden (?).

Fig. 34. Die beiden Centrosomen weiter voneinander entfernt; das Archoplasma ungefähr eiförmig.

Fig. 35 und 36. Die Centrosomen aufquellend; das Archoplasma hantelförmig.

Fig. 37 und 38. Zwei vollkommen voneinander getrennte Archoplasmakugeln.

Fig. 39—43. Die Entstehung der ersten Furchungsspindel. Die Archoplasmamikrosomen, zu radialen Reihen geordnet, wandeln sich in Fädchen um (Fig. 39), die sich zum Teil an die Chromatinschleifen festheften (besonders deutlich in Fig. 42). Die Schleifen ordnen sich unter allmählicher Vermehrung der sich anheftenden Fibrillen (Spindelfasern) zur Äquatorialplatte.

Fig. 44 a. Erste Furchungsspindel vollständig ausgebildet. Fig. 44 b. Äquatorialplatte dieser Spindel vom Pol gesehen.

Tafel XXI.

Fig. 45—47. Infolge des beträchtlichen Abstandes der beiden weiblichen Chromatinstäbchen entstehen zwei vollkommen getrennte Kernbläschen (Fig. 45), die auch weiterhin selbständig bleiben (Fig. 46) und von denen ein jedes eine einzige Chromatinschleife hervorbringt (Fig. 47).

Fig. 48—50. Eier, welche die Variationen in der gegenseitigen Lagerung der Kerne und der Archoplasmakugeln veranschaulichen.

Fig. 51. Ein Ei, welches in seiner Conservierung (Pikrin-Essigsäure) dem lebenden Zustand sehr nahe kommt.

Fig. 52—54. Verschiedene Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem ruhenden ersten Furchungskern.

Fig. 55. Einheitlicher erster Furchungskern in Spindelbildung.

Fig. 56. Ein sehr frühes Stadium der Spindelentstehung.

Fig. 57. Ein Stadium der Spindelentstehung mit abnorm frühzeitig sichtbarer Längsspaltung der Schleifen.

Fig. 58. Spindel, deren Polstrahlen zu zwei kompakten körnigen Kugeln kontrahiert sind.

Fig. 59. Ein Ei mit sehr regelmäßig entwickelter Polstrahlung.

Fig. 60. Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.

Fig. 61. Äquatorialplatte mit zwei sich kreuzenden Schleifen.

Fig. 62 a. b. Zwei Ansichten eines Eies, in welchem jede Archoplasmakugel zunächst nur mit zwei Schleifen in Verbindung getreten ist.

Fig. 63. Alle vier Schleifen (eine davon ist nicht gezeichnet) sind um die eine Archoplasmakugel gruppiert.

Fig. 64 a und b. Schemata zur Erläuterung der Teilungsmechanik, mit Benützung der Angaben von van Beneden und Neyt (14) entworfen.

Tafel XXII.

Fig. 65 a, 67 a, 69 a. Die erste Furchungsspindel in verschiedenen Stadien der Teilung. Die Spindelachse senkrecht zur optischen Achse des Mikroskops.

Fig. 65 b, 67 b, 69 b. Tochterplatten der in a. gezeichneten Eier vom Pol gesehen.

Fig. 66 und 68. Tochterplatten anderer Eier.

Fig. 70. Stadium, in welchem die Kernmembran sichtbar wird.

Fig. 71 a. Zweigeteiltes Ei; von jedem Kern sind die dem Beschauer zugekehrten Fortsätze gezeichnet. Fig. 71 b. Der Kern einer der beiden in a. gezeichneten Furchungszellen von der Fläche gesehen.

Fig. 72. Tochterplatte mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.

Fig. 73. Zweigeteiltes Ei; die Kerne, im optischen Durchschnitt gezeichnet, stehen abnormerweise durch kontinuierliche Brücken miteinander in Verbindung.

Fig. 74. Zweigeteiltes Ei; die Kerne im Ruhezustand; Centrosomen jederseits noch einfach.

Fig. 75. Desgleichen; die Kerne im Beginne der Knäuelphase; die Centrosomen jederseits in Teilung begriffen.

Fig. 76. Desgleichen; in jedem Kern lassen sich vier Schleifen verfolgen. Zwei aufgequollene Centrosomen in beträchtlicher Entfernung voneinander; Archoplasma hantelförmig.

Fig. 77. Desgleichen. In der unteren Furchungszelle ist die Kernmembran bereits aufgelöst; in der oberen ist die Kernvakuole beträchtlich geschrumpft, die Schleifen sind zu einem dichten Klumpen zusammengeknäuelt. In jeder Zelle zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln; die der unteren bereits strahlig metamorphosiert.

Fig. 78. Beide Furchungszellen mit fertigen Spindeln.

Fig. 79. Ein in Teilung begriffenes Ei, in welchem, infolge frühzeitiger Trennung der Schleifenenden die meridionalen Chromatinbrücken zwischen den beiden Tochterplatten fehlen.

Fig. 80 a. b. Zwei Ansichten eines Eies, dessen Tochterschleifen trotz beträchtlicher Entfernung von denen der Schwesterfäden noch keine Veränderungen im Sinne der Kernrekonstruktion erlitten haben.

Fig. 81. Kern einer Furchungszelle in der Knäuelphase, in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Spindel gesehen.

Fig. 82 a. Desgleichen. Fig. 82 b. Der in a. gezeichnete Kern bei seitlicher Ansicht.

Fig. 82 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifengruppierung des in a. und b. gezeichneten Kerns zurückzuführen ist.

Fig. 83 a und b. Die Kerne zweier zusammengehöriger Furchungskugeln in gleicher Richtung gesehen. Fig. 83 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifenanordnung beider Kerne zurückzuführen ist.

Tafel XXIII.

Fig. 84 a. Abnorme Metakinese infolge mangelhafter Ausbildung der Spindelfasern. Von den vorhandenen vier Schleifenpaaren sind nur drei gezeichnet. Fig. 84 b. Schema einer Spindel, auf welche Fig. 84 a. zurückzuführen ist.

Fig. 85. Ei mit drei Archoplasmasonnen; zwei derselben sind mit den vier Schleifen zu einer normalen Spindel zusammengetreten.

Fig. 86. Dreigeteiltes Ei; jede Furchungszelle enthält eine Archoplasmakugel; die kleinste ist kernlos.

Fig. 87. Ei mit gegeneinander gedrehten Tochterplatten.

Fig. 88. Ei mit einem einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörper; aus dem einen Kern (Eikern) sind vier Schleifen hervorgegangen.

Fig. 89 a und b. Zwei Ansichten eines Eies, welches nur einen einzigen Richtungskörper mit vier Elementen gebildet hat und das in jeder Tochterplatte sechs Schleifen enthält.

Fig. 90. Ein Ei mit fünf Elementen in der Äquatorialplatte; der zweite Richtungskörper enthält nur ein einziges Stäbchen.

Fig. 91. Ein Ei mit zweiter Richtungsspindel, welche außer den zwei normalen Doppelstäbchen noch ein einfaches Stäbchen enthält, das im ersten Richtungskörper liegen sollte.

Fig. 92. Ein Ei, dessen erster Richtungskörper ein Doppelstäbchen und ein einfaches enthält; der zweite Richtungskörper ist normal; der Eikern entsteht aus drei Stäbchen.

Fig. 93. Spindelbildung in einem Ei mit vier Polen.

Fig. 94. Ein Ei, in welchem das eingedrungene Spermatozoon ohne wesentliche Veränderung in der Peripherie liegen geblieben ist; das Ei hat in normaler Weise zwei Richtungskörper gebildet, und der Eikern, in der Knäuelphase, enthält zwei Schleifen.

Inhaltsübersicht.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 460

